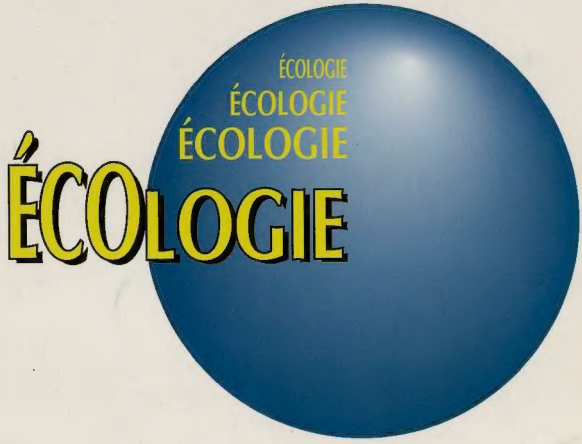
R 3835

Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 2
Juin 1994

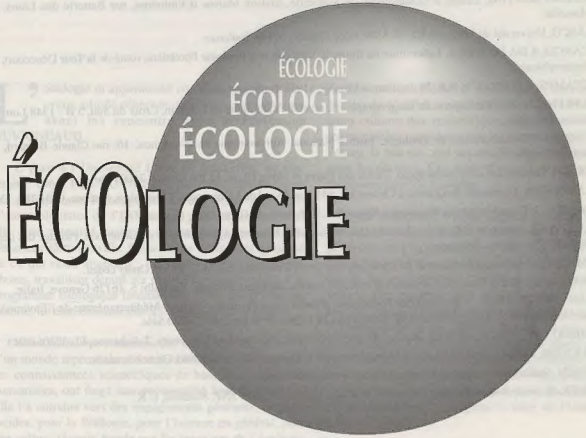


SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 0395-7217

23 DEC. 1994

Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 2
Juin 1994

f 3835



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 0395-7217

BIBL. DU MUSEUM PARIS
Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041565 2

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, Université de Toulouse III, 39 Allée Jules Guesde, 31400 Toulouse.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chitoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Egypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

HOMMAGE À PAUL DUVIGNEAUD †

L'écologie m'apparaissait comme une science discrète, plutôt réservée aux pays anglosaxons, avant ma rencontre avec le Professeur DUVIGNEAUD.

C'était à l'Université Libre de Bruxelles, en septembre 1963. Paul DUVIGNEAUD avait battu le rappel des scientifiques francophones et une petite délégation d'entomologistes de l'INRA était partie à Bruxelles où elle avait retrouvé quelques universitaires, dont Claude Delamare Debouttville. Nous étions totalement ignorants de ce qui nous attendait : un solide bataillon d'anglophones travaillant depuis six mois à la mise en place d'un Programme Biologique International (PBI) qui donna, par la suite, un élan considérable à l'étude des écosystèmes.

Son dynamisme communicatif et chaleureux, sa vision d'un monde repensé dans son fonctionnement biologique, ses connaissances scientifiques de base synthétisées et humanisées, ont forgé une personnalité hors du commun. Elle l'a entraîné vers des engagements généreux, toujours lucides, pour la Wallonie, pour l'homme en général, pour une culture vivante étayée par les principes de l'écologie. Et cette réflexion a valeur de jugement : « C'est l'amour qui réunit et crée les individus et les espèces, c'est le milieu qui les diversifie, c'est hélas parfois la stupidité des hommes qui les fait disparaître ».

Certains n'appréciaient pas son impétuosité dans la discussion, d'autres étaient déroutés par son esprit visionnaire, mais il ne laissait personne indifférent. Ceux qu'il a entraînés lui gardent une profonde reconnaissance.

Car il était pédagogue. A partir de la chimie et de la botanique, faire passer le message de la science écologique dans toute sa complexité, synthétiser l'énorme masse de connaissances qui lui sont nécessaires, la vulgariser en restant précis, n'est-ce-pas là un exploit ? La Station de Virelles, en hêtraie ardennaise, est mondialement connue des scientifiques. Mais, tout autant, les remarquables panneaux sur les écosystèmes : la forêt, l'étang, la mer etc., qui ont amené tous les publics, notamment les écoliers, à la compréhension de l'écologie et du fonctionnement de la nature.

Sans doute est-il bon de rappeler qu'en 1971, lorsque j'ai organisé avec le COMET de Rouen les premiers Etats généraux de l'environnement couplés avec le premier Salon des techniques de dépollution PROTECNA, dont le succès fut considérable, j'avais monté plusieurs stands. Mais le plus important était celui de la Société d'Ecologie, avec les panneaux originaux des écosystèmes amenés par P. Duvigneaud et son fidèle « Jules », et des maquettes animées venues d'Allemagne. La même année, à Chimay, Paul Duvigneaud avait organisé un colloque avec une forte participation française, suivi d'une grande fête de l'écologie à laquelle il avait convié les étudiants de l'Université Libre de Belgique et ceux de l'Université de Lille.

Toute la décennie 70 fut marquée par son activité débordante. Il avait participé au montage de la Société d'Ecologie à Paris, il donnait des cours à Paris VII – dont il deviendra Docteur *Honoris Causa* en 1984 –, il organisait des rencontres, notamment celle sur l'écologie urbaine à Bruxelles en 1974, qui traduisait en données chiffrées les bouleversements de l'environnement. C'est de cette même année que date son ouvrage universellement apprécié « *La synthèse écologique* » qui, reprenant un premier travail publié en 1962, « *L'écologie, science moderne de synthèse* », donna de la biosphère une image neuve, gravée dans les esprits. Ainsi, au bouillonnement écologique des années 1970, il a apporté une armature solide, une école de pensée qui a placé l'Europe en bonne position à l'époque.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

L'exploitation des travaux du PBI et du programme SCOPE, leur transposition à la connaissance de l' *« écosystème urbain bruxellois »* à laquelle j'ai participé à l'époque, et à celle des milieux transformés par l'homme comme la région minière de Charleroi, ont donné lieu à de nombreuses publications. La liste en est parue dans le *Bel. Journ. Bot.* 125 (1), novembre 1992. Au travers des données fondamentales de la phytosociologie et des cycles biogéochimiques des milieux qui forment la trame des travaux de P. Duvigneaud, se retrouve sa vision globale du fonctionnement des écosystèmes, son originalité de pensée et la force avec laquelle il voulait convaincre son entourage.

Sa conception des anthropocénoses l'a amené à constituer une approche théorique de l'environnement. De 1980 à 1991, il a travaillé tout spécialement sur les problèmes d'interpénétration de la nature et du système « urbs », sur la place de l'homme et de la culture dans un univers harmonieux et esthétique. C'est bien là une conception de « morale et écologie » dont il parlait déjà en 1954, rebaptisée par la suite « éthique de l'environnement ».

Durant cette période il a préparé une nouvelle édition de la *« Synthèse écologique »*, il a publié *« Les sites seminaturels de l'écosystème Bruxelles et la végétation du Kauwberg à Uccle »* et il a laissé une masse de notes et travaux non exploités.

C'est l'une des raisons qui ont motivé la création du Centre Paul DUVIGNEAUD de Documentation Ecologique à Bruxelles, afin de ne rien perdre de son oeuvre et de celle de l'équipe de recherche qu'il avait constituée. Chacun peut y adhérer et il est facile de prendre contact avec l'ULB, au Jardin Massart.

Germaine RICOU

ÉDITORIAL

Le 6ème Congrès Européen d'Écologie s'est déroulé à Marseille du 7 au 12 septembre 1992 sous l'égide de la Société Française d'Écologie et de la Fédération Européenne d'Écologie. Cette manifestation scientifique internationale connut un bon déroulement grâce à l'aide de plusieurs organismes régionaux et nationaux, ainsi qu'à l'appui de la Ville de Marseille et des Universités marseillaises.

Le 6ème Congrès Européen d'Écologie a suscité un grand intérêt de la part de la Communauté Scientifique Internationale puisque un millier de personnes ont souhaité recevoir la documentation le concernant et 359 participants officiels ont été enregistrés auxquels il convient d'ajouter bon nombre d'étudiants, journalistes, représentants du milieu associatif et officiels des collectivités locales et territoriales.

Trente deux pays étaient représentés. La France venait en tête avec 127 participants L'ensemble des autres pays européens était bien représenté avec 215 scientifiques venant notamment des pays de l'Europe de l'Est et pour lesquels ce fut une des premières tribunes internationales sur les problèmes cruciaux de l'anthropisation. Des représentants de l'Australie, de l'Amérique du Nord, de l'Inde et du Japon ont aussi participé aux travaux.

Trois cent huit communications ont été retenues, dont les abstracts ont eté publiés dans un numéro spécial de Mésogée (volume 52/1992). Les thèmes les plus abondamment traités ont été dans l'ordre : • Changements dans les paysages et impact humain ; • Contraintes écologiques et stratégies de vie ; • Biodiversité : analyse, maintenance et restauration ; • Dynamique des écosystèmes ; • Perturbations, vulnérabilité et récupération ; • Écologie tropicale.

La publication d'un aussi grand nombre de textes dans des thématiques aussi variées n'a pu se faire en un seul volume.

La revue Écologie dans un volume consacré au 6ème Congrès Européen d'Écologie, publie un choix de textes représentant un aperçu de la diversité des thèmes traités. D'autres communications sont éditées dans un ouvrage spécial et dans les revue *Mésogée* et *Oikos*.

Les éditeurs tiennent à rappeler la part importante prise par les membres de la Société Française d'Écologie dans la réussite de ce Congrès et la diffusion des résultats.

Denise Bellan-Santini
Gilles Bonin
Christian Emig

ÉDITORIAL

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 71-78

DENSITY, BIOMASS AND PRODUCTION OF ARCTODIAPTOMUS SALINUS *(COPEPODA , CALANOIDA)* IN A TEMPORARY BRACKISH HYDROSYSTEM, THE ZIMA SEBKHA (MAROCCO)*

Aïcha SAADI[1] & Antoine CHAMPEAU[2]

[1] *Laboratoire d'hydrobiologie, Faculté des Sciences, Av. Prince Moulay Abdallah Sembalia Marrakech BPS 15 (Maroc).*

[2] *Laboratoire d'hydrobiologie, Université de Provence, 3 pl. V. Hugo 13331 Marseille cedex 03 (France).*

SUMMARY
(original scientific paper)

The population of Arctodiaptomus salinus *has been studied during two successive annual cycles in a temporary brakisch hydrosystem of Marocco (Zima Sebkha, Bahira basin North of Marrakech).*
The study of this species was based on an analysis of the evolution of the density, biomass and production of the different developmental stages. The detailed examination of the above mentioned components shows that they are in close relation with the spatial heterogenity of physico-chemical factors, particularly with the hydrological and salinity factors.
The development of a varying numbers of annual cohorts, explains the high biomass achieved by A. salinus *in such continuously perturbed hydrosystems.*

KEY WORDS : Production - Copepoda - Marsh temporary brackish - Marocco.

RÉSUMÉ
(travail original)

*DENSITÉ, BIOMASSE ET PRODUCTION D'*Arctodiaptomus salinus *(COPEPODA, CALANOIDA) DANS UN HYDROSYSTEME TEMPORAIRE SAUMATRE, LA SEBKHA ZIMA (MAROC)*
*La population d'*Arctodiaptomus salinus *a été suivie durant deux cycles annuels dans la Sebkha de Zima (bassin de la Bahira, au nord de Marrakech). L'étude est basée sur l'évolution des densités, de la biomasse et de la production des différents stades évolutifs.*
L'examen détaillé de ces trois variables montre qu'elles sont en relation avec l'hétérogénéité spatiale des facteurs physiques et chimiques, en particulier avec le régime hydrologique et la salinité.
Le développement d'un nombre variable de cohortes annuelles explique parmi les entomostracés, la biomasse relativement forte atteinte par A. salinus *dans ce milieu très instable.*

MOTS CLÉS : Production - Copépode - Marais - Temporaire - Saumâtre - Maroc.

THE BIOTOPE

This Sebkha[1] whose flooded area is 7 km², is situated at about 100 km north-east of Marrakech. It occupies the heart of Occidental Bahira's anticlinal plain (FIG. 1 A).

It has a semi-continental mediterranean climate, moderate arid with cool winter (SAADI, 1986).

The main climatic data are summarised in table I.

The salinity of water varies from 5 to 200 g.cl.-l[-1] (SAADI & CHAMPEAU, 1986).

In this environment, primary production is assured essentially by algae (Baccilariophycae, Cyanophycae and Chlorophycae) and particularly by the macrophytes *Enteromorpha prolifera*.

Secondary production is assured by Crustacean Entomostraca (Copepoda : *Arctodiaptomus salinus*, *Diacyclops bicuspidatus odessanus* : Cladocera : *Moina salinarum*, *Daphnia dolichocephala* ; and Phyllopods : *Branchinella spinosa* and *Artemia sp.*).

[1]Salty depression whose flooded area is about 10 km² (GAUTHIER, 1928).

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie ; version finale reçue le 30 septembre 1994.

TABLE I.– Principal climatic characteristics of Zima Sebkha.
Caractéristiques climatiques principales dans la Sebkha de Zima.

M = Mean temperature of the maxima of the hotest month in °C	38,1
m = Mean temperature of the minima of the coldest month in °C	1,6 (0° < m < 3°) : **Cool Winter**
M-m = Mean of maximum temperature amplitude in °C	(25°< M - m < 35°) 31 : **Semi-continental climate**
P = Annual precipitations in mm [mean calculated over 32 years (1949-1981)]	241 : **Moderate climate**
Number of dry months (P ≤ 2T)	7-8 : **Pronounced Mediterranean climate**
Pluviothermic coefficient of EMBERGER C = 2000 P	23,0 : Bioclimatic stage
M_2 - m_2	**Arid with cool winter**
Mean evaporation in mm	2100

METHODS

Ten stations were chosen in such a way that they cover the salinity range and the different hydrological stations (filling, drying and draw down) found in the sebkha (FIG. 1 B, FIG. 2)

These stations were studied over two annual cycles, each with successive filling and drying of water (1983-84 and 1984-85). Sampling was done twice a month.

Quantitative fauna samples were realised by the cylinder method described by HEURTEAUX & MARAZANOF (1965) and used by many hydrobiologists of whom RAMDANI (1986) and THIERY (1987) in Marocco. The minimum number of subsamples per sample is determined by the method of HEALY and DAGNELIE (in CANCELA DA FONSECA, 1965). From each sample, 4 subsamples were made.

Samples obtained are fixed in 4 % formalin as recommanded by DUMONT & COLL (1975).

Counting is done by using the Dollfus's tray, according to the procedure established by PONT (1983) and BRESSAC & CHAMPEAU (1983), with a cumulative relative error of ± 15 %. Measurements were taken with a micrometer on a compound miscroscope (precision 10 µm) for clearly distinguishable developmental stages of Calanoïdes, from the same samples as recommended by WINBERG (1971).

There after, zooplankton is rinced with distilled water and transfered to aluminium micro-dishes previously weighed and heated at 105°C. After two hours

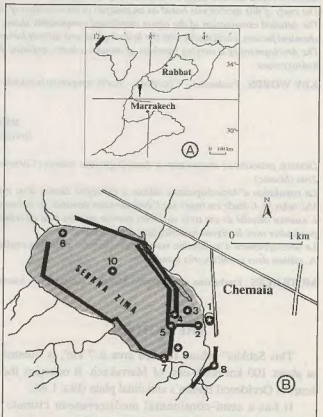


FIG. 1.– Geographical situation (A) and localisation of stations at Zima (B).
Situation géographique (A) et localisation des stations à Zima (B).

dessiccation at 105°C, each sample is cooled for 20 minutes in the dessiccator and weighed on a microbalance Perkins Elmer A.D.2.Z. (sensitive to 0,1µg).

For the different developmental stages (eggs, nauplii, copepodits, adults and egg carrying females), these different operations have made it possible to follow the evolution of densities, and to establish length / weight regression curves and to calculate the biomass and production of *A. salinus* (DOWNING & RIGER, 1984).

RESULTS

Only the results obtained in the two stations, the most representative of a natural hydrological cycle (S 8) and a hydrological cycle disturbed (S 4) by the draw down are presented in this work (FIG. 1 B).

The results concerning the production of *A. salinus* and other previously cited Entomostracea, in the other stations studied, are both presented in the thesis of SAADI (1994).

LIFECYCLE OF *ARCTODIAPTOMUS SALINUS*

During an annual cycle, the number of generations varies with stations :

• The species is bivoltin in station 8 (FIG. 3), not perturbed by the draw down ; there are two successive generations, a winter and a spring generations ;

• The species is bivoltin or univoltin, at station 4, perturbed by the draw down (FIG. 4). Many juveniles of *A. salinus* do not attain maturity because of the draw down which prematurely dries the station, before the laying of resting eggs. Hence the egg stock is not reconstituted each year (SAWCHYN & HAMMER, 1968 ; CHAMPEAU, 1971). Even if conditions are more right for the development of the population at the beginning of the hydrological cycle when salinity is relatively low (FIG. 2). The numbers of *A. salinus* are low in this station.

LENGTH / WEIGHT REGRESSION CURVES

To obtain proper adjustment, the lengths and weights show that it is preferable to establish three distinct curves (FIGS. 5 and 6) :

- one for the nauplii and copepodits together,
- another for the adult males and females,
- and finally one for egg carrying females.

The nauplii and copepodits curve is best adjusted to an exponential function

$W = 0{,}723e^{2{,}055.10^{-3}}\ L$ ($r^2 = 0{,}86$, W in µg, L in µm) (FIG. 5)

The adults curve is also better adjusted by the exponential model :

$W - 2{,}062e^{1{,}447\ 10^{-3}}\ L$ ($r^2 = 0{,}84$) ;

Than the power model :

$W = 2{,}374.10^{-7}L^{2{,}48}$ ($r^2 = 0{,}83$) (1 and 2, FIG. 6A)

For egg-carrying females, the data can just as well be adjusted by the exponential function ·

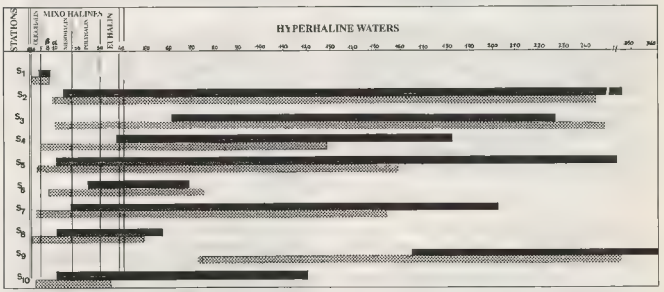


FIG. 2.– Interval of variation of salinity in the ten stations of Zima sebkha during the annual cycle 1983-84 (dark) and 1984-1985 (grey). (Simposium of Venezia, 1958).

Intervalle de variation de la salinité dans les 10 stations de la sebkha Zma durant les cycles annuels 1983-84 (foncé) et 1984-85 (clair). (Symposium de Venise, 1985).

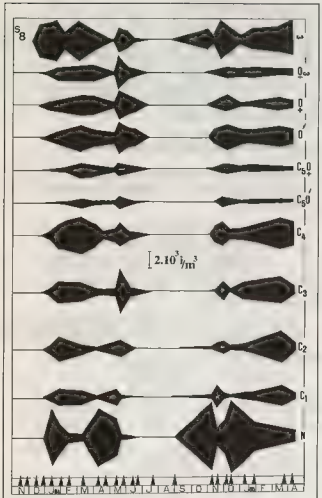


FIG. 3.– Seasonal evolution of densities of different evolutive stages of *Arctodiaptomus salinus* at station 8, during the hydrological cycles of 1983-85 (w eggs ,♀w egg carrying females , ♀ : females ; ♂ : males ; c5 ♀: copepodits V females , c5 ♂: copepodits Vmales ; c4 : copepodits IV ; c3 : copepodits III ; c2 : copepodits II ; c1 : copepodits I ; N : nauplii).

Evolution saisonnière des densités des différents stades évolutifs à la station, 8 durant les cycles hydrologiques 1983-84 et 1984-85 (w : œufs , ♀ w . femelles ovigères ; ♀ : femelles ; ♂ : mâles ; c5 ♀ copepodites V femelles , c5 ♂: copepodites V mâles : c4 copepodites IV ; c3 : copepodites III ; c2 : copepodites II ; c1 : copepodites I ; N : nauplii).

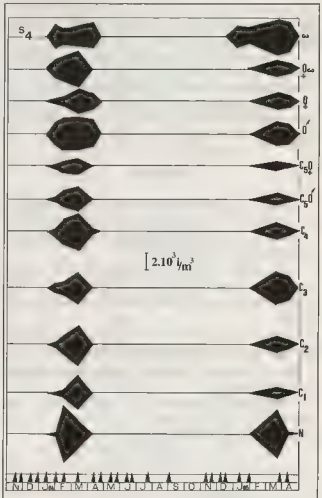


FIG. 4.– Seasonal evolution of densities of different evolutive stages of Arctodiaptomus salinus at station 4, during the hydrological cycles of 1983-84 and 1984-85 (w eggs ,♀w : egg carrying females ; ♀ : female ; ♂: male, c5 ♀: copepodit V female ; c5♂: copepodit Vmale ; c4 : copepodits IV ; c3 : copepodits III ; c2 : copepodits II ; c1 : copepodits I ; N : nauplii).

Evolution saisonnière des densités des différents stades evolutifs à la station 4, durant les cycles hydrologiques 1983-84 et 1984-85 (w : œuf ; ♀ w : femelles ovigères ; ♀ : femelles ; ♂ : males ; c5 ♀ copepodites V femelles , c5♂ copepodites V mâles , c4 · copepodites IV ; c3 : copepodites III ; c2 : copepodites II ; c1 : copepodites I ; N : nauplii).

$$W = 2,822\, e^{1,596 \cdot 10^{-3} L} \quad (r^2 = 0,94)$$

Or power function :

$$W = 2,798.10^{-9}\, L^{3,09} \quad (r^2 = 0,94)$$ (1 and 2, FIG. 6B)

DENSITIES AND BIOMASSES

Station 8 (FIG. 7).– During the two cycles studied in winter *A. salinus* achieves a high density and constitutes approximately 75 per cent of the total number of the zooplankton population. In spring, this species has a large number of individuals (> 25.10³ ind/ m³), represents half the total zooplankton density.

The peak of biomass depends on the number of individuals but also on the best represented developmental stages. Maximum biomass are reached when the population is composed in majority by adults. They are slightly in winter in the range of 150 mg/m³ of than in spring (> 200 mg/m³). The *A. salinus* biomass represents 30 at 60 per cent of total zooplankton biomass. In 1984, with a biomass of 65

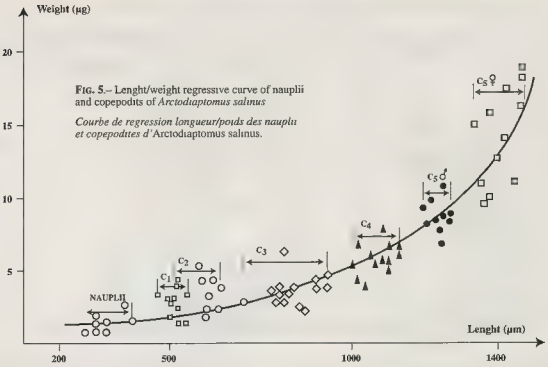


FIG. 5.– Lenght/weight regressive curve of nauplii and copepodits of *Arctodiaptomus salinus*

*Courbe de regression longueur/poids des nauplii et copepodites d'*Arctodiaptomus salinus.

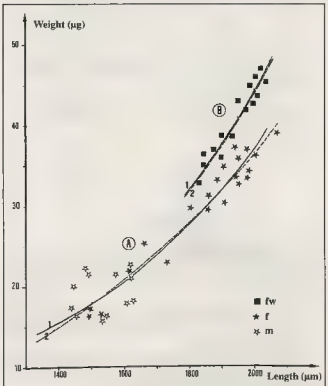


FIG. 6 - Lenght/weight regressive curve of adults (m : males ; f : females) and egg carrying females (fw) of *Arctodiaptomus salinus*.

*Courbe de regression longueur/poids des adultes (m : mâles ; f : femelles) et des femelles ovigères (fw) d'*Arctodiaptomus salinus.

mg/m³, *A. salinus* maintained itself up to end June - early July, in the station where the other zooplankton were dead, killed by too high temperatures and salinity

• ***Station 4 (FIG. 8).***– During the 1983-1984 cycle, a succession of two cohorts is observed. The first in winter, less numerous (17, 5. 10^3 ind/m²) only achieves a small biomass (180 mg/m²) when *A. salinus* are adults. In spring, the cohort is large (37, 5.10 ind³/m³) but the biomass is only a slightly higher (190 mg³/m³), which represent half the biomass of the total zooplankton density.

During the 1984-1985 hydrological cycle, the winter generation is comparable to that of the previous year (25.10^3 md/m², 170 mg/m³), but the second winter cohort of *A. salinus* is elimined by the draw down at the same time as the other zooplankton, as early as April, before temperature and salinity conditions become unfavorable.

SECONDARY PRODUCTION (FIG. 9)

The highest production is observed in spring, at the non perturbed station (S 8). At this station, *A. salinus* achieves the highest percentage ie 73 % of total zooplankton production (64 % in winter).

In perturbed station, production is often less than 5 µg l/j. In March 1985, production is the same than in station 8 (18 µg/l/j) but *A. salinus* contribution at total zooplankton is less high in station 4 (34 % in winter, 43 % in spring) disturbed by running water with draw down.

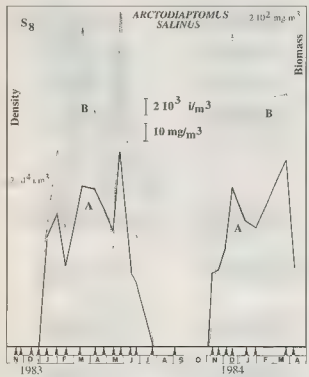


FIG. 7 - Seasonal evolution of densities (A) and biomasses(B) of *Arctodiaptomus salinus* at station 8 during the annual cycles 1983-84 and 1984-85

*Evolution saisonnière des densités (A) et des biomasses (B) d'*Arctodiaptomus salinus *de la station 8, durant les cycles annuels 1983-84 et 1984-85.*

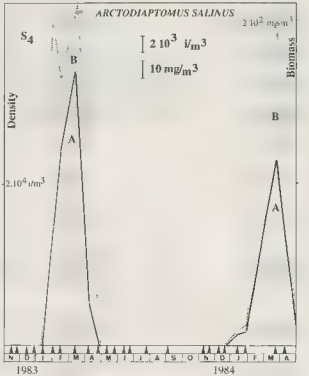


FIG. 8 – Seasonal evolution of densities (A) and biomasses (B) of *Arctodiaptomus salinus* at station 4, during the annual cycles 1983-84 and 1984-85

*Evolution saisonnière des densités (A) et des biomasses (B) d'*Arctodiaptomus salinus *de la station 4, durant les cycles annuels 1983 84 et 1984 85.*

DISCUSSION

Among Zima sebkha's Entomostraca, *A. salinus* spread out, most plentyful density which one make biomass and secondary production relatively significant because euryhalinity of this calanoïd species allow two successive cohorts during only one hydrological cycle in non perturbed station.

Still, limited by high salinity (hyperhaline water), Zima biomass and production levels are much lower than zooplankton production in oligohalin water (BONOU *et al.*, 1991) and in fresh water, for exemple, natural swamp or in main made shallow water such as rice fields (PONT, 1985) or in eutrophised little lakes (VIJVERBERG, 1982 ; LAIR, 1978) and more generally in shallow temperate and tropical continental waters which are often eutrophised (WATERS, 1977)

REFERENCES

BONOU, C. A , PAGANO, M. and SAINT JEAN, L., 1991 – Developpement et croissance en poids de *Moina* (cf) *micrura* et de *Mesocyclops ogunnus* dans un milieu saumâtre tropical : les étangs de pisciculture de Iayo (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol trop.*, 24 : 287-303

BRESSAC, Y. and CHAMPEAU, A , 1983.– Le cycle biologique de Cyclops vicinus vicinus (Crustace Copepode) et ses variations spatio-temporelles dans un lac de barrage, la retenue de Serre Ponçon. *Ann. Limno.*, 19 : 187-194

CANCELA DA FONSECA, J P., 1965.– L'outil statistique en biologie du sol. Part 1 : Distribution, fréquences et tests de signification. *Rev. Ecol. et Biol du sol* , 2 : 299-332

CHAMPEAU. A., 1971.– Etude de la vie latente chez les Calanoides (Copepodn) caractéristiques des eaux temporaires de Basse Provence. *Ann. Fac. Sci.*, 44 : 155-189

DOWNING, J. A. & RIGLER, F.H., 1984.– *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters.* Blackwell Scientific Publication , Oxford, 501 p.

DUMONT, H.J., VAN DE VELDE, I. & DUMONT, S , 1975.– The dry

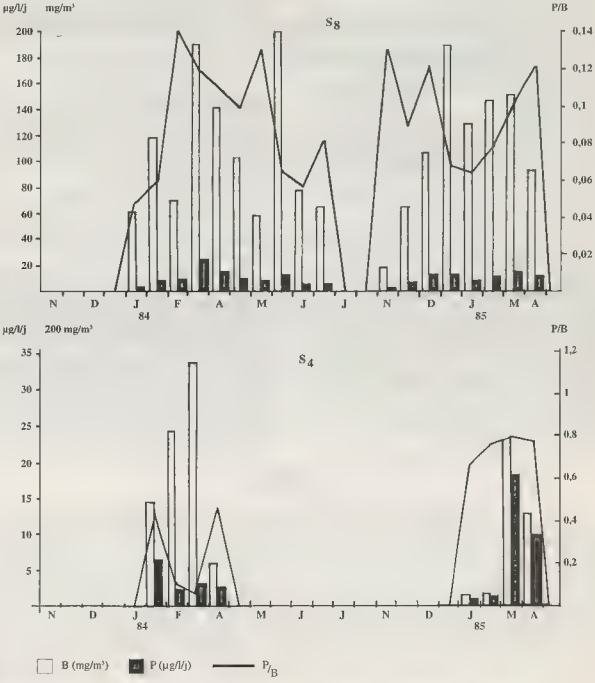


FIG. 9.– Seasonal evolution of biomasses (b), production (P) and production-biomasses (P/B) at station (S8) and station (S4), during the annual cycles 1983-84 and 1984-85.

Evolution saisonnière des biomasses (B), de la production (P) et du rapport production-biomasses (P/B) aux stations 8 et 4, durant les cycles annuels 1983-84 et 1984-85

weight estimate of biomass in a selection of *Cladocera, Copepoda and Rotifera* from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19 : 75-97.

GAUTHIER, H., 1928.– *Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris : 419 p.

HEURTEAUX , P. & MARAZANOF, F., 1965. - Une méthode de prélèvement en écologie aquatique. *Ann. Limnol.*, 1 : 191-196.

LAIR, N., 1978.– Répartition spatio-temporelle, biomasse et production des populations zooplanctoniques du lac d'Aydat en période estivale. *Hydrobiologia*, 61 : 237-256

PONT, D., 1983 – *Recherches quantitatives sur le peuplement de Copépodes Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille I : 353 p.

PONT, D., 1985.– Production secondaire du cyclopoïde *Acanthocyclops robustus* (G.O. SARS) dans une rizière camarguaise. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 22 : 20 25.

RAMDANI, M., 1986. - *Ecologie des Crustacés (Copépodes cladocères et ostracodes) des Dayas Marocaines*. These de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix Marseille I : 217 p.

SAADI, A., 1986 – *Ecologie du zooplancton de deux hydrosystèmes saumâtres temporaires du Bassin de la Bahira (Maroc)*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille I : 276 p.

SAADI, A., 1994.– *La production secondaire dans la sebkha de Zima*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Marrakech, à paraître.

SAADI, A & CHAMPEAU, A., 1986.– Hydrobiologie de deux hydrosystèmes temporaires saumâtres, Zima et Sedd-El-Messjoun (Bassin de la Bahira, Maroc). *Sci. de l'eau* , 6 319-336.

SAWCHYN, W. W. and HAMMER, U.T., 1968.– Growth and reproduction of some *Diaptomus* spp. in Saskatchewan ponds. *Can. J Zool.*, 46 : 511-520.

Simposio sulla classificazione delle acque salmatre. Venezia 8-14 April 1958. *Arch. Oceanogr. Limnol.* XI suppl. 248 p

THIERY, A., 1987.– *Les crustacés branchiopodes Anostraca, Notostraca et conchostraca des milieux lumniques temporaires (dayas) au Maroc. Taxonomie, Biogéographie, Ecologie*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 405 p

VIJVERBERG, J., 1982 : Population dynamic and production of *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leukarti* (Claus) in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*, 95 : 261-274

WINDBERG, G.G., 1971.– *Methods for estimation of production of aquatic animals*. Academic press, New York, second edition, 175p.

WATERS, T.F., 1977.– Secondary production in inland water *Adv. Ecol Res.*, 10 : 91-164

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

La Sebkha Zima, marais de 7 km² situé à 100 km au nord est de Marrakech (Maroc), est un milieu temporaire salé, fortement anthropisé. Les variations spatio-temporelles de la salinité vont de 5 à 200 g Cl^{-1}. La submersion est interrompue régulièrement par la sécheresse estivale et irrégulièrement par les pompages qui alimentent un marais salant

Les Diatomées et *Enteromorpha prolifera* assurent l'essentiel de la production primaire, six espèces d'Entomostracés dont *Arctodiaptomus salinus*, qui fait l'objet du présent travail assurent l'essentiel de la production secondaire : la population de ce Copépode a été suivie durant deux cycles annuels à raison de deux prélèvements mensuels (méthode du cylindre).

A. salinus peut développer deux générations successives quand le cycle hydrologique est long et ininterrompu, une seule quand il est plus court ou perturbé par les pompages répétés. Le dénombrement et la pesée des différents stades évolutifs de ce Calanoïde ont permis de dresser trois courbes représentant les relations taille-poids; courbes à partir desquelles l'évolution saisonnière de la biomasse et de la production a été suivie.

Compte tenu du caractère temporaire du milieu et des fortes salinités, la production est relativement élevée, notamment au printemps sans pompage. Dans ces conditions, *A salinus* peut assurer, à lui seul, les trois quarts de la production zooplanctonique. Cependant, limitées par la forte salinité, biomasse et production secondaire sont plus basses à Zima que dans les milieux d'eau douce peu profonds comme les marais, les étangs et les rizières.

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 79-86

ADAPTATION AND EVOLUTIVE STRATEGIES OF DUNG BEETLES IN HIGH MOUNTAINS (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA)*

Jean-Pierre LUMARET[1] & Nicole STIERNET[2]

[1] *Université Paul Valéry, Laboratoire de Zoogéographie BP. 5043, F-34032 Montpellier cedex 1 (France).*

[2] *Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden, Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales, Quai Van Beneden, 22. B-4020 Liège (Belgique).*

SUMMARY
(original scientific paper)

Results correspond to the study of almost 200 sites in Vanoise (Alps) and about 30,000 dung beetles, collected using a standard method (dung baited pitfall traps). Dung beetles exploit large and medium herbivore droppings and form various species assemblages in mountains, with in the highest sites a significant dominance of a few species among the beetle community. Although the environmental conditions were harsh at high elevations, dung beetles reach 3000-3200 m in the Alps and 5000 m in the Himalayas, with a high rate of endemism. Dung beetles have to complete their life cycle in the short available period. At the species level this favours dwellers, with a typical r-strategy. At the community level, the short breeding season allows successive waves of species which replace each other very rapidly during the favourable season. Several morphological, physiological and behavioural adaptations were observed with altitude : melanism ; flightlessness or wing reduction ; decrease in individual size ; enlarging of the trophic spectrum of flightless species with a tendency from coprophagy to saprophagy ; endogeous females ; removal of adult emergence according to temperature and elevation.

KEY WORDS : Mountains - Dung beetles - Altitudinal distribution - Adaptations - Size - Colour - Communities.

RÉSUMÉ
(Travail original)

ADAPTATIONS ET STRATÉGIES ÉVOLUTIVES CHEZ LES COLÉOPTERES COPROPHAGES DE HAUTE MONTAGNE (SCARABAEOIDEA).
La synthèse proposée repose sur l'étude de près de 200 sites de Vanoise (Alpes occidentales françaises) et d'environ 30 000 Coléoptères Scarabéides coprophages. Certaines espèces remontent jusqu'à la limite supérieure des neiges persistantes, constituant des communautés d'autant mieux structurées et hiérarchisées que des conditions climatiques plus contraignantes réduisent le temps nécessaire au développement des individus. Plusieurs communautés presque indépendantes les unes des autres peuvent se succéder sur un même site de juin à septembre, leur nombre allant décroissant lorsque l'altitude augmente. Les espèces à faible investissement parental et forte fécondité sont favorisées. A basse et moyenne altitude les espèces présentent une très large amplitude de tailles (forte variance). A l'inverse, dans les sites de haute altitude l'amplitude de variation pour la taille est faible, la moyenne pour toutes les espèces approchant une même valeur que l'on pourrait considérer comme étant un compromis entre d'une part, une optimisation de la taille des individus en fonction du faible temps disponible pour leur développement, et d'autre part la nécessité pour eux d'atteindre la taille la plus importante possible afin d'exploiter un maximum de ressources trophiques (corrélation taille/utilisation des ressources). Enfin on retrouve chez les Scarabéides coprophages les mêmes grandes tendances que l'on observe dans les autres groupes entomologiques en haute montagne : mélanisme croissant avec l'altitude, aptérisme, endémisme.

MOTS CLÉS : Montagne - Insectes coprophages - Distribution altitudinale - Adaptations - Taille - Couleur - Communautés

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie, version finale reçue le 30 septembre 1994

INTRODUCTION

The high altitude environment is characterized by increased rates of insolation and radiation, reduced atmospheric pressure, high wind velocity, great diurnal fluctuations in temperature, low average temperatures and frequent snow which reduce the favourable periods at which insects are active. Atmospheric aridity increases with elevation because water vapour tension is reduced (MANI, 1968). Insects dwelling at high altitudes are specialized organisms, due to the very extreme conditions of life above the timber line. Typical high altitude insects are generally of small size, flightless, or apterous, mostly heavy pigmented, with numerous tericolous forms which occur under stones (MANI, 1968), and endemism is often high.

In the alpine zone, dung beetles comprise a small number of families, mostly Geotrupidae, Scarabaeidae, and Aphodiidae which depend on mammal faeces for food. Turning to the altitudes at which dung beetles occur in mountains, the maximum upper limit generally depends on the duration of snow cover and the length of the period when the average temperature exceeds 5°C (MANI, & SINGH, 1961 ; MANI, 1968). The highest recorded altitudes for dung beetles are 3200 m in the Swiss Alps (Grisons) and 3000 m in the French Alps (Vanoise) (BESUCHET 1983 ; LUMARET & STIERNET, 1991, 1992). In the Himalayas, several *Onthophagus* and *Aphodius* reach 5000 m (MANI & SINGH, 1961 ; STEBNICKA, 1989).

The elevational limits of the high montane habitats, very perceptible in the landscape (vegetation levels), change little but they have fluctuated with time. In the Alps, the snow line was located some 1200 m below its present elevation at about 3000 m during the Würm glaciation (20,000 BP) (MANI, 1968). In Vanoise the present tree line is located between 2000 and 2100 m on the southern, and between 1800 and 1900 m on the northern slopes. GAMS (1935) recognized four biotic zones above the tree line in the Central European mountains : the lower alpine zone, the upper alpine or grassy meadow zone, the subnival zone up to the closed meadows, and the nival zone. The three biotic zones below the timber line are the subalpine, the upper montane, and the lower montane zones. Actually, these discrete levels appear to be as much the result of the climatic gradient with altitude as that of human activities.

The aim of the present paper is to verify if the limits recognized by GAMS (1935) for vegetation in mountains can be also applied to dung beetles, independently of human activities. Do the climatic constraints contribute the sorting out of the species along the altitudinal gradient according to their nesting behaviour, their demographic strategy or their size.

MATERIAL AND METHODS

Most data concern the Vanoise area (Western Alps), where more than 200 sites have been studied since 1982 and about 30,000 beetles collected using standard dung baited traps (LUMARET & STIERNET, 1989 and unpubl.). Some data concern also beetles occurring in montane sites in Southern France (LUMARET, 1978). Dung beetles are generally more abundant in open sites than in closed ones, the vegetation cover acting like a filter which drastically limits their numbers (LUMARET, 1983). Therefore all the sites where chosen in open situations in order to eliminate the shadow effect due to the forest formations, and to remain independent from the effects of human activities which could have modified the current level of the timber line. The Vanoise (National Park and peripheric area) was particularly interesting from all points of view, with only 0.8 % covered with forest in the National Park, a grazing activity up to 3000 m (sheep and cattle) and a rich fauna of wild mammals including wild goats, chamois, marmots and hares. Therefore trophic resources for dung beetles were abundant and widely distributed, the numerous cattle and sheep herds present throughout summer pushing large wild mammals to higher altitudes where their faecal pellets were deposited close to the limit of permanent snow. During winter and early spring, wild mammals came down into the valleys and defecated everywhere on the snow surface. As soon as snow had thawed the frozen dung, which had accumulated during several months and was preserved *in situ* without modification, permitted the first wave of dung beetles which emerge in spring to dispose of trophic resources even when mammals were still absent.

RESULTS

NESTING

Forty five species were recorded in Vanoise, belonging to ten genera : *Geotrupes*, *Anoplotrupes* and *Trypocopris* (Geotrupidae), *Sisyphus* (Sisyphini), *Caccobius* and *Onthophagus* (Onthophagini), *Euoniticellus* (Oniticellini), *Aphodius*, *Oxyomus* and *Euheptaulacus* (Aphodiidae).

Dung beetles may be classified in three main behavioural groups according to the manner in which they exploit animal droppings : the dwellers, tunnelers and rollers.

The dwellers, largely consisting of *Aphodius* species (nearly 1650 described species), are the most widespread group of dung beetles. They are the characteristic dung beetles of north temperate and montane regions, though they are present in substantial numbers in subtropical and tropical regions as well (CAMBEFORT & HANSKI, 1991 ;

TABLE I.– Distribution of dung beetles in the Vanoise (Alps) according to altitude.

Eight altitudinal classes *Distribution selon huit classes d'altitude des Scarabéides coprophages en Vanoise (Alpes).*

1 :	600 - 900 m	
2 :	900 - 1200 m	(lower montane)
3 :	1200 - 1500 m	(upper montane)
4 :	1500 - 1800 m	(subalpine)
5 :	1800 - 2100 m	(lower alpine)
6 :	2100 - 2400 m	(upper alpine)
7 :	2400 - 2700 m	(subnival)
8 .	> 2700 m	(nival)

	Altitudinal classes							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Rollers	R	R	(R)					
Tunnellers	T	T	T	T	T	(T)		
Dwellers	D	D	D	D	D	D	D	D
Total number of species	25	27	29	28	26	23	15	9
	r and K strategies ——————> r strategies							

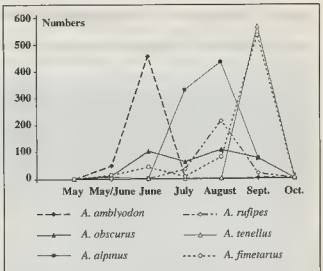


FIG. 1.– Phenology of the main dung beetle species trapped in a lower alpine site (number of beetles monthly trapped per 10 traps).

Etude par piégeage de la phénologie des principales espèces de Scarabéides coprophages de l'étage subalpin inférieur : nombre total d'insectes capturés mensuellement avec dix pièges.

LUMARET & STIERNET, 1991). The *Aphodius* eat their way through the dung, and their entire egg, larval and pupal development typically takes place in dung pats, but some large species construct primitive nests in the soil (ROJEWSKI, 1983). Most of the Aphodiidae are relatively small, less than 10 mm in length (CAMBEFORT & HANSKI, 1991). *Aphodius* females have two ovaries with a few ovarioles each, and their lifetime fecundity is relatively high, typically of the order of one hundred eggs or more, the fecundity of the largest species (e.g. *A. rufipes*) being low (10-30 eggs). The adult longevity of *Aphodius* is low (1-2 months) (YASUDA, 1987). In *Aphodius* species, where several eggs are laid without protection by the female in the same dung pat, the competition and the mortality among larvae is high (LUMARET, 1975 ; HOLTER, 1979), as second instar *Aphodius* larvae require two to four hundred times their volume of dung for optimal development (LANDIN, 1961). Egg predation may also be important, but nothing is known about it (HANSKI, 1991). Typical development times are 3-5 days for eggs, 4-6 weeks for larvae, and 1-4 weeks for pupae, but large species often need more (LANDIN, 1961 ; HOLTER, 1975 ; STEVENSON & DINDAL, 1985).

Tunnellers and rollers (nesters) have the ability to make nests, in which the offspring find food and shelter. Tunnellers (Geotrupidae, Onthophagini, Oniticellini) make nests under the food source and oviposit into brood masses. Rollers (Sisyphini) make a brood ball which is rolled from the food source and buried in a nest a few centimeters beneath the soil surface. All Scarabaeidae females have only one ovary with a single ovariole (PLUOT, 1979) and even in the smaller species lifetime fecundity tends to be low (HALFFTER & EDMONDS, 1982 ; YASUDA, 1986). Fecundity is moderately low and the gonads are partially reduced also in Geotrupidae (HALFFTER *et al.* 1985). However adult longevity is medium (2-6 months) or high for the largest species (> 2 years) (PASCHALIDIS, 1974 ; SATO & IMAMORI, 1987). In nesting species, eggs are laid into individual brood balls prepared by the female or a pair of beetles. Larvae which develop inside only use less than 50 % of the available food, and the rate of emergence is high (parental care which reduces the mortality of progeny) (LUMARET, 1980), with a development time which may exceed several months.

From an evolutionary perspective, the crucial advantage of nesting for dung beetles is protection from competitors, predators and adverse climatic conditions. But parental care takes time and energy (MYRCHA, 1973 ; MYRCHA & ANDRZEJEWSKA, 1984 ; TYNDALE-BISCOE, 1984 ; KIRK & KIRK, 1990). At the highest altitudes, the favourable period for breeding is shortened, with great fluctuations in climate conditions. In Vanoise, soil temperatures exceeding 5°C last for 5 months in the subalpine zone and for 3.5 months in the alpine zone (GENSAC, 1978). Dung beetles have little time to carry out parental care and the largest species do not have enough time to complete their development. Dwellers, in spite of the handicap due to the absence of nesting, appear favoured in mountains because they develop rapidly and produce a large number of eggs laid patchily in several dung pats, which divides up the risks of mortality of the progeny.

TABLE II – Monthly variation of the relative frequencies of the core species in a lower alpine site (La Ramasse, 2000 m).

Variations mensuelles de la fréquence relative des espèces essentielles dans une station de l'étage subalpin inférieur (La Ramasse, 2000 m).

Species	June	July	August	September
Aph. amblyodon	72.2	3.2	-	0.1
Aph. obscurus	16 1	45.9	11.7	5.6
Aph. alpinus	0.3	17.6	50 9	3.5
Aph. rufipes	–	21 6	19.9	1 4
Aph. tenellus	1.2	0.1	0.1	42.4
Aph. fimetarius	8.0	7.0	7.0	40.0
Other species	2.2	4.6	10.4	7.0
Total active species	10	11	11	10

Percentage similarities		
Jun-Jul	Jul-Aug	Aug-Sept
26.7	56.3	17 6

TABLE III Monthly variation of the relative frequencies of the core species in a nival site (Balcon du Montet, 2760 m).

Variations mensuelles de la fréquence relative des espèces essentielles dans une station de l'étage nival (Balcon du Montet, 2760 m).

Species	June	July	August	September
Aph. obscurus	–	91.9	90 9	96.1
Other species	–	8.1	9.1	3 9
Total active species	0	7	6	6

Percentage similarities		
Jun-Jul	Jul-Aug	Aug-Sept
0 0	86.8	88.6

ALTITUDINAL DISTRIBUTION

If one wishes to apply the r-K species concept to dung beetles, dwellers (high fecundity ; no parental care ; low longevity of imagines) are clearly located at the r-end of the continuum in comparison with most tunnellers and rollers (HANSKI, 1991). In this r-K species concept, the trend is from K to r with elevation (TAB. I). Dwellers, represented by *Aphodius* and *Heptaulacus* species with a typical r-strategy, reach alpine levels in the immediate vicinity of permanent snow cover. Rollers, with a true K-strategy (parental care ; very low fecundity ; 1-2 years longevity of adults), are only present at the lowest levels. For instance, in Vanoise, *Sisyphus schaefferi* (L.) occurred up to the upper montane level under very special conditions (1490 m, August 1992) (LUMARET & STIERNET, unpubl.), but normally this species occurs under 1200 m. Tunnellers, mostly Onthophagini and Geotrupini are found higher up than rollers, but rapidly decrease both in numbers and species above the subalpine level and do not pass 2400 metres. In the Vanoise they represent about 20 % of total numbers at 1960 m, and approximately 5 % at 2000 m (LUMARET & STIERNET, 1993).

The barycenter for altitude of montane and true alpine dung beetle species was about 1800 m in the Alps. Species numbers varied from site to site, but remained high, around fifteen to twenty species, along the entire elevational gradient, excepting the highest sites where species numbers were between 9 and 3 (LUMARET & STIERNET, 1992, and unpubl.).

DEMOGRAPHY

In mountains, most of the species often showed an exploding demography which shortens breeding time but restricted the relative numbers of the other species active during that period (FIG. 1 and TAB. II). One tactic consisted of being ready to exploit dung resources very rapidly when they became available, that is as soon as snow has thawed. Consequently some species hibernate in the adult stage, as do those of the first wave of emergence. For instance *Aphodius amblyodon* DAN., which emerges at the beginning of June when snow still covers large patches (FIG. 1), hibernates in the adult stage. In September, only several teneral imagines of *A. amblyodon* emerged and could be detected using intensive trapping ; all the other observed adults were inactive, waiting few centimeters deep in the soil.

As a result successive communities, each corresponding to the species assemblage of the same wave of emergence, replaced each other during the favourable season. In communities, core species and ecological functional groups have been distinguished. Each core species represented at least 10 % of the total number of the beetles active at the time, while an ecological functional group pools all the conspicuous core species of a given community.

At the subalpine level, four distinct communities were observed, with low percentage similarities between the successive monthly species assemblages, which indicates an extensive seasonal turn over in species. Few species (2 to 4) participate through two successive functional groups (LUMARET & STIERNET, 1991).

At the medium elevations, close to 2000 metres (lower alpine level), only 3 successive waves of species were observed (FIG. 1 and TAB. II). The first wave was very short, with two core species *Aphodius amblyodon* and *A. obscurus* (F.). *Aphodius obscurus* participated also as the core of the next communities, both in July and August. In September, the summer community collapsed suddenly, and the last wave of beetles emerged, dominated by *A. tenellus* SAY and *A. fimetarius* (L.) (82 % of total).

TABLE IV – Range of the size and the weight of three *Trypocopris* species (Coleoptera, Geotrupidae) according to their distribution and altitudinal range.

Comparaison de la taille et du poids de trois espèces du genre Trypocopris (Coleoptera, Geotrupidae) en fonction de l'étendue de leur distribution géographique et altitudinale

Distribution	Species	Range altitude (m)	Average altitude (m)	Range of size (mm)	Mean dry weight (mg)
Widely	*T. pyrenaeus*	0-2500	1000	12-20	136.6
	T. vernalis	0-2500	1000	11-20	119 5
True alpine	*T. alpinus*	1000-2500	2000	10-12	52.7

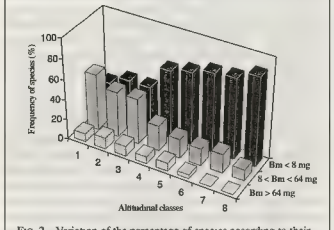


FIG. 2.– Variation of the percentage of species according to their weight (3 classes of weight) along an altitudinal cline between 600 m and 3000 m (8 classes of altitude ; see the legend of TABLE I)

Variation selon leur poids (3 classes de poids) de la fréquence des espèces le long d'un gradient altitudinal compris entre 600 m et 3000 m (8 classes d'altitude ; se reporter aux valeurs du Tableau I).

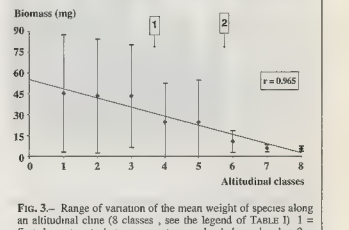


FIG. 3.– Range of variation of the mean weight of species along an altitudinal cline (8 classes , see the legend of TABLE I) 1 = first discontinuity between montane and subalpine levels ; 2 = second discontinuity between lower alpine and upper alpine levels

Variation du poids moyen des espèces le long d'un gradient altitudinal (8 classes d'altitude , se reporter aux valeurs du Tableau I). 1 = première discontinuité observée, entre les niveaux montagnard et subalpin inférieur , 2 – seconde discontinuité observée, entre les niveaux subalpin supérieur et alpin.

At the highest levels (subnival and nival), dung beetles were scarce or absent in June, due to the late melting of snow, and the species number did not peak before late July. All the species emerged quite synchronously in summer, with prolonged activity in autumn. The species composition did not change much from summer to autumn, with a stable community dominated by a single predominant species, *A. obscurus* (TAB. III).

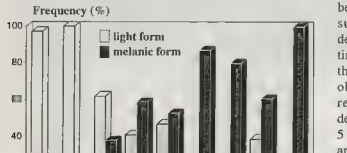
The diversity index H' was high in middle altitudes throughout the beetle activity period (H' = 3.10 in August at the subalpine level). The diversity index rapidly decreased as the altitude increased, and the equitability index (E) varied in the same way (LUMARET & STIERNET, 1992). The high estival values of E in the lowest sites (from 0.77 to 0.72) corresponded to a model of species assemblage where equilibrium between species was well balanced (DAGET, 1976). In higher sites, the abrupt decrease of the equitability index values expressed the significant dominance of a few species among the beetle community. These species took advantage of most of the available dung whereas the other species were represented by only few individuals. These low values characterize young communities (pioneers), in which the species show a high power of multiplication. The lowest values (E ranging from 0.22 to 0.23 in August) corresponded to the ultime subnival and nival sites.

ADAPTATION OF DUNG BEETLES UNDER MOUNTAINS CONDITIONS

Size.– In response to environmental constraints, dung beetles have developed typical adaptations. In the same genus, a cline of size may be observed in species from low to high altitudes. The size of true alpine species varies within a narrow range and they have a low mean weight in contrast to large scale distributed species. For instance, in the same genus *Trypocopris* MOTSCH., the two widely distributed species *T. pyrenaeus* (CHARP.) and *T. vernalis* (*L.*) present a wide size range and a high mean weight,

FIG 4 – Relative frequencies of light and melanic forms of *Onthophagus vacca* (L.) in southern France along a thermic gradient (average temperature of sites in January) from 0 to 2000 metres (data from Lumaret 1978).

*Fréquence relative des formes claire et mélanique d'*Onthophagus vacca *dans le Sud de la France le long d'un gradient thermique (température moyenne de Janvier) entre 0 et 2000 m d'altitude (d'après Lumaret 1978).*



whereas *T. alpinus* HAG. (a true alpine species) which generally occurs in meadows in the lower alpine level is a small species (TAB. IV).

The percentage of species belonging to three weight classes along an altitudinal cline between 600 and 3000 metres in the Western Alps are shown in Figure 2. The three classes correspond to large (biomass > 64 mg d.w.), medium (8 ≥ biomass ≤ 64 mg) and small (biomass < 8 mg) sized species, respectively. The number of large and medium species decreases regularly along the altitudinal gradient, whereas small species become largely dominant over 1500 meters (altitudinal class 4).

The reduction in size of species is still more evident when the mean biomasses of species present in each of the 8 altitudinal classes are plotted on a graph according to altitude. The reduction in size is highly correlated with elevation ($r = 0.965$). The variations of size are important at low and medium altitudes (< 2100 m, classes 1-5) but very small at the highest levels (classes 6-8) (FIG. 3). The number of species between level 1 and level 6 was high (from 23 to 29 species according to levels). Only dwellers were present in levels 7 and 8 (15 and 9 species, respectively), with very little variation in size. Two discontinuities in the mean weight of species were observed at two levels of altitude. The first step corresponded to the transition between upper montane (class 3) and subalpine (class 4) levels. It coincides with the total disappearance of rollers. The second step, which occurred between lower alpine (class 5) and upper alpine (class 6) levels, corresponds to the upper limit of tunnellers.

The metabolic level of different stages of dung beetles depends on the animals' body weight and the ambient temperature (MYRCHA, 1973). HOLTER (1975) found that *Aphodius rufipes* larvae assimilate only 7-10 % of the food eaten. MYRCHA & ANDRZEWESKA (1984) showed that the degree of food utilization by tunnellers was considerably higher (about 22.5 %) than in coprophagous beetles that develop directly in cow faeces (dwellers). At such an assimilation coefficient value, during their development the larvae of the tunnellers have to eat 4-5 times more food than the weight of the dung provided by the parent beetles. The reduction in size with altitude observed in dung beetles probably corresponds to the reduction in favourable time necessary for larval development. Soil temperatures exceeding 5°C occur from 5 months to 3.5 months according to altitude (subalpine and alpine levels, respectively) in the Vanoise (GENSAC, 1978), and probably at each level species tend towards an optimal size which could be a compromise solution between the time necessary for larval development (several weeks or months) and an optimal exploitation of trophic resources which requires large individuals (LEE & PENG, 1981 ; RIDSDILL-SMITH & KIRK, 1982). At the lowest levels, environmental conditions might be favourable enough to admit a wide range of size on both sides of the optimal size (few climatic constraints), while at the highest levels the range becomes narrower so that species not of the optimal size could be progressively excluded. WILSON (1975) demonstrated prey size was a function of predator size. PECK & HOWDEN (1984) showed that the size of dung beetle species clearly depended on the size of available faeces. Such a factor may contribute also to reduce the size of dung beetles with altitude. In Vanoise, large and small mammals occurred together up to the alpine level, but cattle normally did not pass 2400-2500 m, while sheep, marmots, chamois and wild goats, which produce small dung pellets, were abundant up to the permanent snow level.

Colour.– Most dung beetles worldwide are dark-pigmented, except in tropical Africa where some species exhibit bright colours (CAMBEFORT, 1991). Generally the body of dung beetles is black, or red and black, or brown. However some species are light coloured. Light species, often with yellow elytra patchily dark-pigmented, display an evident tendency to melanisation with elevation. In *Onthophagus vacca* (L.), for example, a light form and a melanic one coexist (var. *sublineolatus* MULS.) in Southern France (LUMARET, 1978), with a significant increase of the melanic form in populations with the decrease of temperature (FIG. 4). Melanins correspond to diverse groups of natural and synthetic phenolic-quinonoid pigments. These black pigments may be employed by insects as an arsenal of defences to

successfully encapsule invading parasites and nonself components (NAPPI & SUGUMARAN, 1993), but they are also known to be associated with low temperature in animals (eumelanins) and in plants (TAKAHASHI & AKIYAMA, 1993). Low temperatures favor melanin formation in insects (VERNBERG, 1962) resulting in darker populations (GILLHAM, 1956 ; HOVANITZ, 1941 ; KALMUS, 1941 ; RAPOPORT, 1969). The same phenomenon has been reported for snails (CLENCH 1954). In mountains, during the short summer, a black insect has more chances to reach the optimum body temperature than a white one, by absorbing radiation (RAPOPORT, 1969).

Endemism.– In mountains, the rate of endemism in dung beetles is important among dwellers. For example, the *Agolius* complex of the *Aphodius*, with the sub-genera *Agolius* (MULS & REY) and *Neagolius* (W. KOSH.), comprises 23 endemic species and sub-species which are patchily distributed in restricted high mountain areas along the whole of the alpine arc. Some of them are ice-age relicts. These *Agolius* are generally small-sized (3.5-9 mm ; average 4.7 mm) and most are heavily pigmented (LUMARET & STIERNET, 1992).

Only males in the *Agolius* complex can fly and they are attracted to fresh cattle dung pats in which they feed (dweller behaviour). Females are flightless or micropterous terricolous forms. They remain in soil or under stones in the immediate vicinity of glaciers, snow and melt waters. Females are saprophagous and breed in old dung pats and in decaying vegetable matter in the soil. The reduction of the wings of females, which slowed down the spatial expansion of individuals, was probably a strong factor of differentiation of species.

CONCLUSIONS

At high altitudes climatic constraints, particularly low temperatures and long-lasting snow cover, restrict the favourable season for dung beetles to a few months. Several adaptive traits permit these beetles to complete their life cycle in this short period of time : r-strategy, small size, dwelling behaviour. The reduction in size of species with altitude corresponds probably to an adjustment in response to the length of the favourable climatic period, and to a reduction in size of the faeces of mammals which are available. An exploding demography permits successive waves of emergence of species, which facilitates a rapid use of trophic resources and contributes to maintaining a high specific diversity, even at the highest sites.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank A A. KIRK (USDA/ARS Montpellier Station) for his critical comments and revision of the manuscript.

REFERENCES

BESUCHET, C., 1983.– Coléoptères des Alpes suisses atteignant ou dépassant l'altitude de 3000 m. *Bull. Rom. Entomol.*, 1 . 167-176.

CAMBEFORT, Y. & HANSKI, I., 1991.– Dung beetle population biology - In : HANSKI, I & CAMBEFORT, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N J. : 36-50.

CAMBEFORT, Y., 1991.– Dung beetles in tropical savannas - In : HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N J : 156-178.

CLENCH, W J., 1954.– The occurrence of clines in molluscan populations. *Syst Zool.*, 2 : 122-125.

DAGET, J , 1976.– *Les modèles mathématiques en écologie*. Coll. d Ecologie 8. Masson, Paris

GAMS, H., 1935.– Pflanzenleben des Glocknergebietes Kurze Elauterungen der Vegetationskarte. *Z. Dtsch.-osterr. Alpenver*, 66 : 157-176

GENSAC, P, 1978 – Observations thermométriques de 1973 à 1976 dans le parc national de la Vanoise. Conséquences biologiques *Trav. Scient. Parc Nat. Vanoise*, 9 . 9-24.

GILLHAM, N.W., 1956.– Geographic variation and the subspecies concept in butterflies. *Syst Zool.*, 5 : 110-120

HALFFTER, G. & EDMONDS, W.D., 1982.– *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae) : An Ecological and Evolutive Approach*. Instituto de Ecologia, México, D.F. : 176 p

HALFFTER, V., LOPEZ-GUERRERO, Y. & HALFFTER, G., 1985. Nesting and ovarian development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera : Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (N.S.)*, 7 . 1-28.

HANSKI, I., 1983 – Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Acta Zool. Fenn.*, 167 : 1-45.

HANSKI, I., 1991 - North temperate dung beetles. - In . HANSKI, I & CAMBEFORT, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J. : 75-96.

HOLTER, P., 1975.– Energy budget of a natural population of *Aphodius rufipes* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, 26 . 177-186.

HOLTER, P., 1979.– Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae) *Ecol. Entomol.*. 4 . 317-326.

HOVANITZ, W , 1941.– Parallel ecogenotypical color variation in butterflies *Ecology*, 22 : 259-284

KALMUS, H., 1941.– Physiology and ecology of cuticle colour in insects. *Nature*, 148 : 428

KIRK, A.A. & KIRK, G., 1990.– Effect of temperature on egg development in *Copris hispanus* L. and *Bubas bubalus* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae) *J. Aust. ent. Soc.*, 29 : 89-90.

LANDIN, B Q., 1961.– Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. Entomol. Suppl.*, 19 : 1-228

LEE, J.M. & PENG, Y.S., 1981.– Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. *Environ. Entomol.*, 10 (5) : 626-630

LUMARET, J.P., 1975.– Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Dft (Coléoptères Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie Milieu, sér. C*, 25 : 267-282

LUMARET, J P., 1978.– *Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du Sud de la France*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier 2 : 250 p. + 6 annexes.

LUMARET, J P., 1980.– Analyse des communautés de Scarabéides coprophages dans le maquis corse et étude de leur rôle dans l'utilisation des excréments *Ecol. Medit*., 5 : 50-58

LUMARET, J.P., 1983.– Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française : relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bull. Soc. ent. Fr*, 88 (7-8) : 481-495.

LUMARET, J.P., 1990.– *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparostícti de France*.- Inventaires de Faune et de Flore, fasc. 1 Secrétariat Faune-Flore édit., Paris : 420 p

LUMARET, J.P. & STIERNET, N., 1989.– Inventaire et distribution des Coléoptères Scarabéides coprophages dans le Massif de la Vanoise. *Trav. sci. Parc. nation. Vanoise*, 17 : 193-228

LUMARET, J.P. & STIERNET, N., 1991.– Montane dung beetles.- In : HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J. : 242-254.

LUMARET, J.P. & STIERNET, N., 1992.– Biogeography of dung beetle communities in the western and the central Alps (Coleoptera Scarabaeidae). In : BACETTI, B. (ed), *Il popolamento delle Alpi occidentale. Biogeographia (nuova serie)*, Torino, XVI : 425-436.

LUMARET, J.P. & STIERNET, N., 1993.– Organisation des peuplements de Scarabéides coprophages de Vanoise (Insectes Coléoptères).- *Actes 116ème Congrès Soc. savantes, Chambéry 1991, Sciences. CTHS, Paris* : 225-239

MANI, M.S., 1968.– *Ecology and Biogeography of High Altitude Insects*. W. Junk Publ., The Hague : 527 p.

MANI, M.S. & SINGH, S., 1961.– Entomological Survey of Himalaya. Part 26 : A contribution to our knowledge of the geography of the high altitude insects of the nival zones from the north-west Himalaya, part 2. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 58 : 724-748

MYRCHA, A , 1973.– Bioenergetics of the development period of *Copris lunaris* L. *Ekol. pol.*, 21 : 13-35

MYRCHA, A. & ANDRZEJEWSKA, L., 1984.– Bioenergetics of the development period of the coprophagous beetles of panamanian pastures *Ekol. pol.*, 32 : 219-244

NAPPI, A.J. & SUGUMARAN, M., 1993.– Some biochemical aspects of eumelanin formation in insect immunity. In : PATHAK, J.P.N. (ed), *Insect immunity*. Oxford & IBH Publ , New Dehli : 131-148

PASCHALIDIS, K.M., 1974.– *The Genus* Sisyphus *Latr. (Coleoptera, Scarabaeidae) in Southern Africa*. M. Sci. diss., Rhodes University, Grahamstown, South Africa.

PECK, S.B. & HOWDEN, H.F, 1984.– Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamanian rainforest *Biotropica*, 16 : 235-238

PLUOT, D., 1979.– Evolution régressive des ovarioles chez les Coléoptères Scarabaeinae. *Ann. Soc. Entomol. (N.S.)*, 15 : 575-588

RAPOPORT, E.H., 1969.– Gloger's rule and pigmentation of Collembola. *Evolution*, 23 : 622-626.

RIDSDILL-SMITH & TJKIRK, A.A., 1982.– *Dung beetles and dispersal of cattle dung*. In : LEE, K.E. (ed), Proc. 3rd Australasian Conf. Grassl. Invert. Ecol., Adelaide 30 Nov.-4 Dec. 1981. S A Govt. Printer, Adelaide : 215-219

SATO, H. & IMAMORI, M., 1987.– Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera : Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 12 : 415-425.

STEBNICKA, Z., 1989.– Revision of the Aphodiinae of the Western Himalayas (Coleoptera : Scarabaeidae). *Stuttgarter Beitr Naturk., Ser. A*, 441 : 1-29

STEVENSON, B.G. & DINDAL, D.L., 1985.– Growth and development of *Aphodius* beetles (Scarabaeidae) in laboratory microcosms of cow dung. *Coleopt. Bull* , 39 : 215-220.

TAKAHASHI, R. & AKIYAMA, T., 1993.– Characterization of a melanin associated with low temperature-induced browning in soybean seed coats. *Phytochemistry*, 34 : 587-588.

TYNDALE-BISCOE, M., 1984.– Adaptive significance of brood care of *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera : Scarabaeidae).- *Bull. ent. Res.*, 74 : 453-461.

VERNBERG, F.J., 1962.– Comparative physiology : latitudinal effects on physiological properties of animal populations. *Ann. Rev. Physiol.*, 24 : 517-546

WILSON, D.S., 1975.– The adequacy of body size as a niche difference. *Amer. Natur.*, 109 : 769-784.

YASUDA, H., 1986.– Fecundity of two dung beetle species, *Onthophagus lenzi* Harold and *Liotongus phanaeoides* Westwood (Coleoptera : Scarabaeidae) *Appl. Entomol. Zool.*, 21 : 177-179.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les résultats portent sur près de 200 sites de moyenne et haute montagne (Alpes, massif de la Vanoise) et l'étude d'environ 30 000 insectes qui ont été capturés en utilisant une méthode standardisée de piégeage. En montagne les Coléoptères coprophages, qui exploitent les excréments déposés tout au long de l'année par de nombreux Mammifères, constituent des communautés d'insectes d'autant mieux structurées et hiérarchisées que l'on se trouve à plus haute altitude. Ils trouvent pourtant là des conditions extrêmement contraignantes qui réduisent le temps nécessaire pour réaliser leur cycle biologique. Ils remontent en altitude jusqu'à la limite de la neige permanente, 3000 mètres environ dans les Alpes françaises et jusqu'à 5000 mètres dans l'Himalaya. Les espèces à faible investissement parental et à forte fécondité (Aphodius essentiellement) sont favorisées, au détriment des espèces fouisseuses et surtout rouleuses qui n'atteignent pas l'étage subalpin. Un certain nombre d'espèces hivernent à l'état d'imago, ce qui leur permet d'être prêtes à exploiter les ressources trophiques disponibles dès que des portions de sol se dégagent entre les plaques de neige. Les autres espèces passent souvent l'hiver à l'état de larves au dernier stade. Cela se traduit par des vagues successives d'émergence, les espèces se remplaçant rapidement aux étages inférieurs (jusqu'à quatre vagues bien distinctes de juin à octobre à l'étage montagnard), tandis qu'aux étages subnival et surtout nival une seule communauté très structurée (valeur de l'équitabilité E très faible, environ 0.20) exploite les ressources trophiques durant la courte période favorable.

La taille moyenne des espèces participant aux diverses communautés de coprophages décroît régulièrement avec l'altitude. Si aux étages inférieurs les conditions écologiques moins contraignantes permettent une grande amplitude de taille entre les espèces, aux étages supérieurs l'amplitude de variation de taille entre les espèces est très faible, proche d'une valeur moyenne que l'on pourrait considérer comme un compromis entre le temps nécessaire au développement des individus, qui est court, et une exploitation maximale des ressources trophiques, qui requiert de grands individus. D'autres adaptations propres au milieu montagnard sont mises en évidence. Les espèces à téguments clairs présentent un taux d'individus mélaniques qui augmente avec l'abaissement de la température moyenne. Les conditions alpines favorisent le développement d'espèces aptères ou microptères dont le spectre trophique se trouve élargi (passage de la coprophagie stricte à la saprophagie, sans doute favorisé par les faibles déplacements), avec comme corollaire des populations isolées et un taux d'endémisme élevé.

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 87-92

CHEMOSYSTEMATICS AND ECOLOGY OF CALIFORNIAN LIVE OAKS (*QUERCUS AGRIFOLIA* AND *Q. WISLIZENII*)*

Richard S. DODD[1] & Zara A. RAFII[2]

[1] *Forest Products Laboratory, University of California at Berkeley, Richmond, CA 94804, U.S.A.*
[2] *Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, UA 1152, Université d'Aix-Marseille III, 13397 Marseille, cedex 13, France*

SUMMARY
(original scientific paper)

Mature acorns were collected from 11 populations of Quercus agrifolia, *from a north coastal population (Mendocino Co.) of* Q. wislizenii *and from 3 putative hybrid populations. Chemical nutrient composition of acorns was analyzed and compared with the chemical composition of representative samples of soil from the same localities. Lack of congruence between soil and acorn chemistry suggested the probable genetic base of the chemical constituents measured in acorns. Central Californian populations of* Q. agrifolia *were distinct from those of the north and south coastal regions and associated with* Q. wislizenii. *On the basis of this and earlier work on acorn steroids and fatty acids, possible evolutionary relationships are discussed.*

KEY WORDS : *Quercus agrifolia - Quercus wislizenii* - Live oaks, - Biochemistry - Acorns - Systematics.

RÉSUMÉ
(travail original)

Analyse chimiotaxinomique et écologique du Chêne vert en Californie (Quercus agrifolia *et* Q. wislizenii).
Les glands mûrs ont été récoltés dans 11 populations naturelles de Quercus agrifolia, *dans une population de la côte nord (Mendocino Co.) de* Q. wislizenii *ainsi que trois populations d'hybrides. Pour chaque population, les composants chimiques des glands (azote, calcium, magnésium, sodium et potassium) sont analysés et comparés avec ceux du sol. L'absence de corrélation entre les composants chimiques des glands et des sols peut suggérer la probabilité de base génétique des constituants chimiques chez les glands.* Q. agrifolia *présente une différentiation interpopulationnelle bien distincte, les populations du centre de la Californie sont séparées de celles de la côte nord et de celles de la côte sud. Les populations de la Californie centrale s'associent avec* Q. wislizenii *de la côte nord.*

MOTS CLÉS : *Quercus agrifolia - Quercus wislizenii* - Chênes verts - Biochimie - Glands - Systématiques.

INTRODUCTION

Californian oak woodlands occupy a wide range of topographical and climatic conditions. Distinctive distributions indicate ecological preferences and habitat tolerances that differ among species. However, sympatry is common in at least part of the range of most of the arborescent oaks. The live oaks *Quercus agrifolia* Neé and *Q. wislizenii* A. DC. exemplify such a habitat differentiation, yet with sympatry in several localities in the coastal mountain ranges. In part, this may be explained by intraspecific genetic variation that we still poorly understand. From ecological and morphological observations it is clear that intraspecific variation exists in these two taxa, particularly in the latter. Interior and southern forms of *Q. wislizenii* are native to drier, more severe conditions than can normally be tolerated by the more mesicly adapted *Q. agrifolia*. However, in the Santa Lucia mountains a form of *Q. wislizenii* (MULLER, 1938) replaces or grows sympatrically with *Q. agrifolia* in the relatively humid environments of redwood forests. The various forms of these species and the possible hybridization among them may account for the high degree of polymorphism that can be observed and the difficulties that this can present for identification of some individuals.

To attempt to better understand the ecology of these Californian live oaks, an understanding of their genetic

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie, version finale reçue le 30 septembre 1994

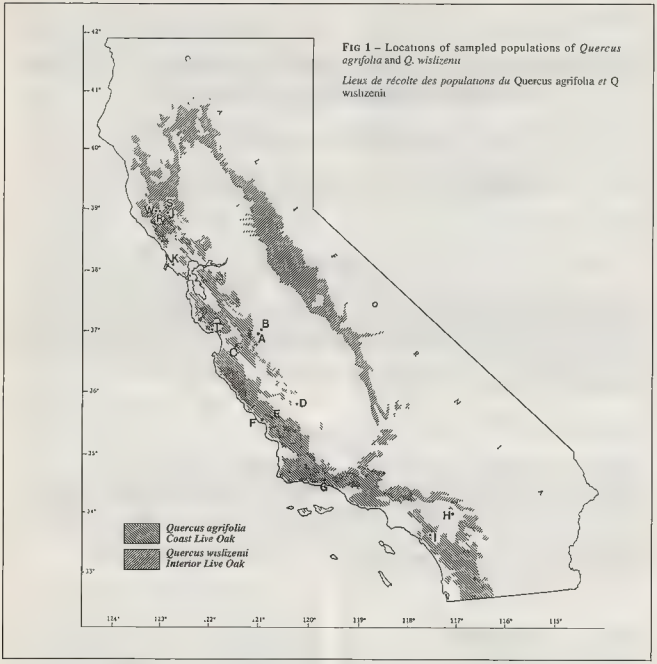


FIG 1 – Locations of sampled populations of *Quercus agrifolia* and *Q. wislizeni*

Lieux de récolte des populations du Quercus agrifolia *et* Q wislizeni

variation and biosystematic relationships is crucial. So far, very little is known of the genetics of western North American oaks. To this end we have been studying several biochemical compounds (DODD *et al.*, 1993a, b) including genetic markers (acorn steroids) and compounds that should more closely reflect environmental adaptation (fatty acids). In this paper we report variability in the chemical nutrients of acorns and compare this with the presence of these nutrients in the soil. The data, on a greater number of populations of *Q. agrifolia* than studied earlier for steroids and fatty acids, indicate lack of congruence between acorn and soil nutrients suggesting the genetic basis for these chemical constituents in acorns and their utility in biosystematic studies.

MATERIAL AND METHODS

Populations were selected at varying distances from the ocean in the northern, southern and peninsular coast ranges of California. Point Reyes, Black Mtn, Cambria, Ojai, Fallbrook, Ornbaum and Santa Cruz occurred on western slopes within 20 km of the coast. Pacheco Pass, Pacheco

Creek and Parkfield were in the inner coast ranges and Cleveland in the inner peninsular ranges. Other populations were at intermediate distances from the coast. Elevations ranged from sea level at Point Reyes to 560 m at Cleveland, 650 m at Black Mtn and 840 m at Freemont Peak. At Point Reyes, Freemont Peak and Ojai trees were tall, occupying mesic sites indicated by associates such as *Umbellularia californica*, *Pteridium aquilinum* at Point Reyes, *Quercus garryana* and *Arbutus menziesii* at Freemont Peak and *Platanus racemosa* and *Quercus lobata* at Ojai. The most xeric sites were Pacheco Pass where trees were associated with *Quercus douglasii* and Parkfield in association with *Quercus douglasii* and *Pinus sabiniana*.

Mature acorns were randomly collected from the lower crown of 5 trees (at least 50 m apart) from 11 populations in the range of *Q. agrifolia* and from a coastal form of *Q. wislizenii*. In addition, 10 trees from each of three populations that had individuals with intermediate characters between the two species were collected to study possible hybridization and introgression. Sample localities are shown in Fig 1. At 11 of the populations, a representative sample of surface soil (excluding organic debris) was collected from close to one of the sampled trees for chemical analysis

Approximately 5 g dry weight of cotyledons were ground using an electric mill. Proportions of nitrogen were determined by the Kjeldahl method. Calcium, magnesium, sodium and potassium were determined by atomic absorption spectrophotometry on ash residue after incineration.

Soil pH was measured with a pH meter. Proportion of nitrogen was determined by the Kjeldahl method. Weights of calcium, magnesium, potassium and sodium in 100 g of soil were determined by atomic absorption spectrophotometry.

RESULTS AND DISCUSSION

POPULATION DESCRIPTIONS

With the exception of Parkfield, soils were slightly acid (Tab. I). Most populations occurred on mollisols, but the presence of ultisols, with their heavy base leaching, may explain the higher acidity at Point Reyes. Soils at Black Mtn were relatively rich in all soil nutrients measured except sodium. Low calcium levels at Ojai were associated with unusually high levels of magnesium.

ACORN CHEMISTRY

Chemical composition of acorns bore no clear relationship with associated soil chemistry. For example, high soil nitrogen at Black Mtn was associated with only low to moderate levels of nitrogen in acorns and the low soil nitrogen at Parkfield was associated with the highest levels in acorns. Similarly, soil calcium in central Californian populations (Pacheco Creek, Pacheco Pass, Freemont Peak, Parkfield, Black Mtn. and Cambria) were higher than in northern populations at Cloverdale and Point Reyes and the southern population at Ojai, yet calcium levels in acorns of these same central Californian populations were among the lowest. Even when nutrient availability under different conditions of soil pH is considered, Point Reyes with low soil calcium and magnesium and low pH, that would limit the availability of these nutrients, had among the highest levels of these nutrients in acorns. This lack of congruence between soil chemistry and acorn chemistry suggests possible genetic differences in acorn chemistry as was reported earlier in Mediterranean oaks by Rafti *et al.* (1992).

Levels of calcium, magnesium and sodium varied significantly among populations (Tab. I). Of these,

Table I. – Ecological characteristics of sampled populations of Californian live oaks.
Caractères écologiques des lieux de récolte du Chêne vert de Californie.

Population	Taxon	Elevation (m)	pH	Ca	Mg	Na	K	N
Pacheco Creek (A)	Agrifolia	90	6.0	0.40	0.95	0.11	1.00	1.90
Pacheco Pass (B)	Agrifolia	410	5.7	0.48	0.95	0.11	1.75	2.80
Freemont Peak (C)	Agrifolia	840	6.2	0.43	0.75	0.11	0.65	1.35
Parkfield (D)	Agrifolia	350	7.3	0.46	0.88	0.11	1.00	0.46
Black Mtn. (E)	Agrifolia	650	6.1	0.79	1.80	0.07	1.50	4.90
Cambria (F)	Agrifolia	90	6.4	0.50	3.00	0.14	1.00	0.90
Ojai (G)	Agrifolia	230	6.7	0.17	2.34	0.18	0.62	1.40
Cleveland (H)	Agrifolia	560			no data			
Fallbrook (I)	Agrifolia	80			no data			
Cloverdale (J)	Agrifolia	90	6.0	0.23	0.60	0.19	0.90	1.70
Point Reyes (K)	Agrifolia	0	5.2	0.17	0.24	0.13	0.80	1.94
Ombaum (W)	Wislizenii	450			no data			
Yorkville (R)	Hybrid	350	5.5	0.35	0.78	0.27	0.51	2.05
Hopland (S)	Hybrid	220	5.8	0.22	0.33	0.32	0.51	1.20
Santa Cruz (T)	Hybrid	100			no data			

Note : Chemical data in mg g^{-1}.

TABLE II.– Means and standard deviations of chemical nutrients of acorns of Californian live oaks.
Teneurs moyennes et écart types des nutriments chimiques des glands du chêne vert de Californie.

Population		Ca	Mg	Na	K	N
Pacheco Creek	(A)	0 12a	0 65a	0.01a	6.37a	1 66a
		(0.03)	(0.18)	(0.004)	(1.92)	(0 63)
Pacheco Pass	(B)	0.12a	0.58a	0.03ab	6.00a	1.41a
		(0.02)	(0.12)	(0.03)	(0 72)	(0.39)
Freemont Peak	(C)	0.10a	0.65a	0.01a	6 29a	1.83a
		(0.02)	(0.09)	(0.002)	(1.20)	(0.52)
Parkfield	(D)	0.17ab	0.48a	0.01a	5.90a	1.73a
		(0 05)	(0.15)	(0.004)	(0.77)	(0.38)
Black Mountain	(E)	0.16ab	0.74ab	0 03ab	6.21a	1.42a
		(0.05)	(0.30)	(0.02)	(1.47)	(0.26)
Cambria	(F)	0.19abc	1.25c	0.05ab	7.55a	1.12a
		(0.04)	(0.34)	(0.04)	(2.89)	(0.14)
Ojai	(G)	0 27bc	1.15c	0.02ab	6.09a	1.67a
		(0.06)	(0.13)	(0 01)	(1.60)	(0.36)
Cleveland	(H)	0.25bc	1.15bc	0.02ab	4.88a	1.22a
		(0.05)	(0.16	(0 02)	(1.63)	(0.34)
Fallbrook	(I)	0.24bc	1.25c	0.06b	8.90a	1.57a
		(0.10)	(0.17)	(0.04)	(4.33)	(0 25)
Cloverdale	(J)	0.22abc	1 24c	0.01a	5.66a	1.50a
		(0.04)	(0 19)	(0.002)	(1.60)	(0.24)
Point Reyes	(K)	0.30c	0.94abc	0 03ab	6.15a	1.34a
		(0.10)	(0.26)	(0 01-	(3.85)	(0 14)
Ornbaum	(W)	0.12a	0.54a	0.02ab	7.17a	1.55a
		(0.02)	(0.10)	(0.002)	(0.37)	(0.35)
Yorkville	(R)	0.12a	0.67a	0 03ab	6.16a	1.60a
		(0.05)	(0.13)	(0.02)	(0.91)	(0.34)
Hopland	(S)	0.13a	0.53a	0.01a	6.24a	1.37a
		(0.03)	(0 09)	(0.003)	(1.45)	(0.40)
Santa Cruz	(T)	0.23bc	0.92abc	0 03ab	5.25a	1.22a
		(0.07)	(0 14)	(0.02)	(1.32)	(0.35)

Note : Unlike letters columnwide indicate population differences ($P < 0.05$) after Bonferroni correction. All units in mg g^{-1}.

calcium and magnesium occurred at higher levels in southern (Ojai, Cleveland and Falibrook) and northern populations (Cloverdale and Point Reyes) than in central populations at Pacheco Creek, Pacheco Pass, Freemont Peak and Black Mtn.

Regional segregation of populations by acorn chemistry was further supported by ordination using principal components analysis that assumes no grouping among individual OTU's and by canonical discriminant analysis that is a more powerful discriminatory technique that assumes some structure in the data. Along the first principal component vector (35.7 % of total variation), central Californian populations from Pacheco Creek, Pacheco Pass, Freemont Peak and Parkfield formed a tight cluster with very little overlap with southern and northern populations (FIG. 2). These four associated with the north coastal form of *Q. wislizenit*. Another central Californian population from Black Mtn. overlapped with this former group and with the remaining populations. Among the latter, a central coastal population at Cambria and the southernmost population at Fallbrook showed the greatest variability and segregation. Component-variable correlations shown as radiating lines on Fig 2, indicate the importance of calcium, magnesium and sodium in accounting for variation along the first principal components vector, and of potassium along the second vector.

Ordination by canonical discriminant analysis (FIG. 3) showed an even stronger segregation of central Californian populations (Pacheco Creek, Pacheco Pass, Freemont Peak and Parkfield) with *Q. wislizenii* from southern (Ojai, Cleveland and Fallbrook) and northern populations (Cloverdale and Point Reyes). Again individuals from Black Mtn. took an intermediate position between these two groups. From the canonical

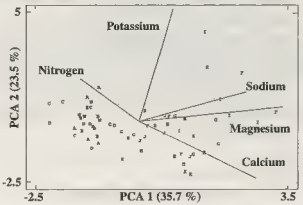


FIG 2.– Principal components analysis of *Quercus agrifolia* and *Q. wislizenii*. Lines show component-variable correlations. Population codes as in Table I.
Analyse en composantes principales de Quercus agrifolia *et* Q. wislizenii. *Les lignes montrent les corrélations entre les variables et les composantes. Les codes des populations sont ceux du Tableau I.*

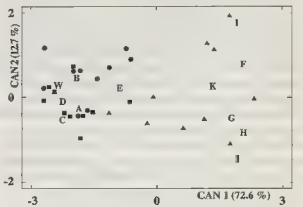


FIG 3.– Canonical discriminant analysis of *Quercus agrifolia* and *Q. wislizenii* with hybrid populations added from calculated vector scores. Population codes as in Table I ; hybrid populations shown by symbols for clarity - Population R ; - Population S ; - Population T
Analyse discriminante canonique de Quercus agrifolia *et* Q. wislizenii *avec les populations hybrides qui ont été calculées à partir des vecteurs scores. Les codes des populations sont ceux du Tableau I. Les symboles montrent les populations hybrides ; - Population R ; - Population S ; - Population T*

discriminant vector weights, scores were calculated for 30 individuals from the 3 putative hybrid populations and these individuals were included in the ordination (Fig 3). Individuals from Hopland and Yorkville segregated with the group of central Californian populations and *Q. wislizenii*, whereas individuals from Santa Cruz, though overlapping with this group, showed a greater affinity to the populations from southern and northern California.

These patterns of variation among populations showed some similarities with those found on smaller numbers of populations using acorn fatty acids (DODD *et al.*, 1993a) and steroids (DODD *et al.*, 1993b), suggesting a possible genetic basis. From fatty acid analyses, the central Californian population at Pacheco was closely associated with the north coastal population of *Q. wislizenii*, as we observed here for acorn chemistry. Also from fatty acids, the northern population at Cloverdale was closely associated with southern populations at Fallbrook and Cleveland, again repeating a pattern we observe here. From our data reported here and from fatty acid and steroid data, putative hybrid populations from Yorkville and Hopland tended to associate more with *Q. wislizenii*, whereas individuals from Santa Cruz associated with *Q. agrifolia*. However, comparisons of the three data sets were not without anomalies. The population at Parkfield that here, from acorn chemistry, segregated with *Q. wislizenii* and other central Californian populations, associated with northern and southern *Q. agrifolia* in fatty acid composition. Lack of complete congruence among data sets is not surprising in natural populations, where backcrossed individuals could present a formidable array of characters (ANDERSON 1949). Deviations from intermediacy among hybrid series have been discussed by WILSON (1992) and have been observed in hybrid populations of *Quercus* by JENSEN (1988) and JENSEN *et al.* (1993). The greater similarity of Hopland and Yorkville individuals than of Santa Cruz individuals to *Q. wislizenii*, supports our observation from steroid analyses for a north to south decline in degree of hybridization. Clines in degree of hybridization have also been reported by COUSENS (1965) and by RUSHTON (1979) for *Q. robur* and *Q. petraea*.

Taken together, the biochemical data suggest a pattern of genetic differentiation in *Q. agrifolia*, in which central Californian populations are more distinct than those from the north or the south. This central region extending from Pacheco in the north to Parkfield in the south includes individuals with close affinities to a north coastal form of *Q. wislizenii*. We are currently working on the chemical systematics of *Q. wislizenii*, within which taxon the north coastal form should probably be assigned to the *Q. shrevei* of MULLER (1938). This form is common in the Santa Lucia and Santa Cruz mountains of central coastal California (TUCKER, 1980). We suggest that it is a product of earlier hybridization between *Q. wislizenii* and *Q. agrifolia* in this region. Although affinities to *Q. wislizenii*

were known from the Middlegate flora of central Nevada in the Miocene and later in the Great Basin during the Pliocene, fossil records of forms of *Q. agrifolia* first appear in the Pliocene restricted to coastal California. AXELROD (1944) reports the appearance of forms of both species from the Mulholland flora south of the San Francisco Bay region. At this time sympatric occurrence of the two taxa could have provided the opportunity for hybridization, that may have produced a form adapted to the relatively cool coastal climate. Backcrossing of such a form in this region would have contributed to its introgression into the gene pool of *Q. agrifolia*. During subsequent cooling in the late Pliocene early Pleistocene, this hybrid form may have been pushed south along the coast and to insular locations, from where it has recently advanced northwards as climate once more became drier. Its recent sympatry with *Q. agrifolia* particularly in northern California has now provided the opportunity for hybridization and introgression. This hypothesis bears similarities with one put forward by NIXON (1980), but is more parsimonious in not assuming a separate origin of the coastal form of *Q. wislizenii*.

REFERENCES

ANDERSON, E., 1949.– *Introgressive hybridization*. Hafner, New York.

AXELROD, D.I, 1944.– The Mulholland flora. *Carnegie Inst. Wash. Pub.*, 553 : 103-146.

COUSENS, J.E., 1965.– The status of the pedunculate and sessile oaks in Britain. *Watsonia*, 6 : 161 176.

DODD, R.S., RAFII, Z.A. & BOJOVIC, S., 1993a.– Chemosystematic study of hybridization in Californian live oak : Acorn steroids. *Biochemical Systematics and Ecology*, 21 : 467 473.

DODD, R.S., RAFII, Z.A. & ZAVARIN, E., 1993b– Chemosystematic variation in acorn fatty acids of Californian live oaks (*Quercus agrifolia* and *Q. wislizeni*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 21 : 279-285.

JENSEN, R.J., 1988.– Assessing patterns of morphological variation of *Quercus spp.* in mixed oak communities. *American Midland Naturalist*, 120 : 120-135.

JENSEN, R.J., HOKANSON, S.C., ISEBRANDS, J.G. & HANCOCK, J.F., 1993. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin. Evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 80 : 1358-1366.

MULLER, C.H., 1938 – Further studies in southwestern oaks. *American Midland Naturalist*, 19 : 582-588.

NIXON, K.C., 1980. *A systematic study of Quercus parvula Greene on Santa Cruz island and mainland California*. MA Thesis, University of California at Santa Barbara. 92p.

RAFII, Z.A., DODD, R.S. & PELLEAU, Y., 1992.– Mediterranean evergreen oak diversity : morphological and chemical variation of acorns. *Canadian Journal of Botany*, 70 : 1459-1466.

RUSHTON, B.S., 1979.– *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. : a multivariate approach to the hybrid problem, 2. The geographical distribution of population types. *Watsonia*, 12 : 209-224.

TUCKER, J.M., 1980.– Taxonomy of Californian oaks. *In* : PLUMB T.R (ed), *Proceedings of the Symposium on the Ecology, Management and Utilization of California Oaks*. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Berkeley, California : 19-29.

WILSON, P., 1992 – On inferring hybridity from morphological intermediacy. *Taxon*, 41 : 11-23.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les glands mûrs ont été récoltés dans 11 populations naturelles de *Quercus agrifolia*, dans une population de la côte nord (Mendocino Co.) de *Q. wislizenii* ainsi que trois populations d'hybrides. Pour chaque population, les composants chimiques des glands (azote, calcium, magnésium, sodium et potassium) sont analysés et comparés avec ceux du sol. L'absence de corrélation entre les composants chimiques des glands et des sols peut suggérer la probabilité de base génétique des constituants chimiques chez les glands. *Q. agrifolia* présente une différentiation interpopulationnelle bien distincte, les populations du centre de la Californie sont séparées de celles de la côte nord et de celles de la côte sud. Les populations de la Californie centrale s'associent avec *Q. wislizenii* de la côte nord. En ce qui concerne les hybrides, ils sont séparés en deux groupes : les deux populations du nord sont associées avec *Q. wislizenii* et les populations de *Q. agrifolia* de la Californie centrale, tandis que la population de Santa Cruz montre une affinité avec *Q. agrifolia*. Ces résultats sont en accord avec nos analyses des acides gras (DODD *et al.* 1993a) et nos analyses génétiques des stérols (DODD *et al.* 1993b). Nous suggérons que les populations de la côte nord de *Q. wislizenii* sont en synonymie avec *Q. shrevei* (MULLER 1938) et que ce taxon est le résultat d'une hybridation ancienne entre *Q. agrifolia* et *Q. wislizenii*. La migration vers l'ouest, durant la diminution des pluies d'été consécutive à l'élévation de la Sierra Nevada, a mis en contact ces deux taxons. L'environnement plus humides de la partie ouest de la Californie jusqu'au Pliocène a pu contribuer au succès de l'hybride de ces taxons qui sont plus adaptés à des conditions moyennes. L'introgression de cet hybride pourrait contribuer aux flux de gènes au sein de *Q. agrifolia* dans la Californie centrale. Le refroidissement au Phocène moyen a provoqué la contraction des forêts de chêne, mais *Q. shrevei*, mieux adapté à des conditions moyennes, se serait cantonné aux côtes californiennes. A la suite d'un réchauffement plus récent, ce taxon a eu une expansion vers le nord, où il se trouve en contact et s'hybride encore avec *Q. agrifolia*.

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 93-101

A POSSIBLE NEW CLASS OF NATURAL SULFUR PESTICIDES FOR FUMIGATION*

Jacques AUGER, Sandra FERARY & Jacques HUIGNARD

IBEAS, URA CNRS1298 and SAVIT,
Université François Rabelais, Parc de Grandmont, 37200 Tours

SUMMARY
(original scientific paper)

Substitution of synthetic fumigants by natural substances affords many advantages, specially in stored products protection against insects. Among plant allelochemicals, two classes of sulfur volatiles have been evaluated :
- Allium sulfides, trisulfides and especially disulfides.
- Isothiocyanates produced by Capparidaceae and Cruciferae.
They all have repellent and toxic effects on adults, eggs and larvae of many pest species (Coleopterae, and Lepidopterae) and leave no residue on the stocks

KEY WORDS : Fumigants - Toxicity - Repulsivity - Insecticides - Disulfides - Isothiocyanates

RÉSUMÉ
(travail original)

UNE NOUVELLE CLASSE DE PESTICIDES SOUFRÉS D'ORIGINE NATURELLE UTILISABLES EN FUMIGATION
La possibilité de substituer aux fumigants de synthèse des substances naturelles présente de nombreux avantages, en particulier dans la lutte contre les insectes ravageurs de stocks.
Parmi les substances végétales (allélochimiques), deux catégories de composés volatils soufrés ont été évaluées :
- les sulfures, trisulfures et surtout disulfures des Allium
- les isothiocyanates des Cappandacées et des Crucifères
Ils sont tous répulsifs et toxiques sur toutes les formes (oeufs, larves et adultes) de nombreuses espèces (coléoptères, et lépidoptères) et ne laissent pas de résidus dans les stocks.

MOTS CLÉS : Fumigants - Toxicité - Répulsivité - Insecticides - Disulfures - Isothiocyanates.

INTRODUCTION

Insect infestation, usually by Coleopterae or by Lepidopterae, causes major damage and loss during food storage, particularly in tropical areas. The control of insect populations in stored products poses numerous problems mainly due to cost and difficulty of development.

Currently there are numerous measures available for fighting these insects, particularly preventive ones, but there are only a few processes enabling the treatment of stored products. Some mechanical or physical measures such as ventilation or temperature modification are likely to kill or at least to repel certain insects, but such means are not in themselves sufficient.

Only fumigants (acting in gaseous state) are likely to diffuse through, and into, large masses of seeds. These fumigants are very effective on larvae as well as on hidden eggs and in fact leave very little or no residue.

However, chemical fumigants, in the same way as synthetic pesticides used on cultivated crops in the field, present a major problem : their toxicity towards human populations. The use of aluminium phosphide with bagged

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie, version finale reçue le 30 septembre 1994.

or loose seeds is allowed in France and elsewhere using specially designed and accepted hermetic containers. Likewise the use of hydrogen phosphide in hermetic containers is only allowed for certain agreed applications, certified by the Plant Protection Service and by people who have undergone a training course. Furthermore methyl bromide, the most widely used fumigant, is responsible for 10 % of all the factors causing the depletion of the ozone layer, wich is likely to lead to it being banned very soon (WATSON, 1992).

Therefore one must look at an alternative : the use of natural fumigants. Like the majority of naturally occurring substances, they are relatively harmless to man and therefore warrant further investigation.

Many authors have already demonstrated the effectiveness of plants extracts, either against crop pests (GRAINGE *et al.*, 1985 ; MEISNER *et al.*, 1985 ; MANSOUR *et al.*, 1986 ; FOSTER & KELLY, 1991 ; LOGNAY, 1991 ; WEN & SMUTTERER, 1991 ; SALEM, 1991 ; DIMETRY *et al.*, 1992) or against insect pests of stored products (JOTWANI & SIRCAR, 1965 ; LUCA, 1980 ; ANJANA *et al.*, 1988 ; PRACOS *et al.*, 1990 ; CHANDER *et al.*, 1991 ; NIEBER *et al.*, 1992 ; KHAIRE *et al.*, 1992).

Together with the above-mentionned screenings, it might be worthwhile studying the traditional methods used in developing countries that can't afford chemical fumigants and instead use the native plants of the region. For example, in Africa IBEAS's students observed that farmers protected their stored cowpeas (*Vigna unguiculata*) with the help of leaves of a Capparidaceae, *Boscia senegalensis* (ALZOUMA, personal communication and FIG. 1).

Among plant allelochemicals, two classes of sulfur volatiles, extensively studied in plant/specialized insect relationships, have been evaluated as to their use as fumigants :

Allium thiosulfinates and their degradation products : sulfides, trisulfides, thiosulfonates and especially disulfides.

Isothiocyanates produced by Capparidaceae and Cruciferae.

VOLATILE COMPOUNDS ANALYSIS

Allium volatiles

The sulfur compounds produced by *Allium* plants are a main characteristic of this genus. They are assumed to play a role of storage compounds (LANCASTER & SHAW, 1991), like many secondary compounds of plants (SEIGLER & PRICE, 1976), and to have biological effects (allelochemicals). In particular they might be one of the main means of defence for the plants (FRAENKEL, 1959) against herbivores, most notably insects. Numerous studies have been made on volatiles produced by the genus *Allium* (mainly on cultivated *Allium* such as *A. cepa*, *A. porrum*, *A. sativum*, *A. chinense*, *A. fistulosum*, *A. schoenoprasum*...).

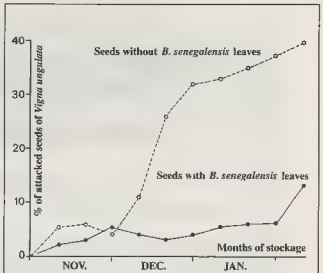


FIG. 1.– Evolution of the proportion of attacked seeds with or without *Boscia senegalensis* leaves.

Evolution de la proportion de graines attaquées lors du stockage avec ou sans feuilles de Boscia senegalensis.

Analysis conditions used in the laboratory

Sampling.– Volatiles were trapped on Tenax GC and eluted with ether.

Chromatographic conditions.– Separations were performed using a Hewlett-Packard HP5890 II instrument with split-splitless injector and fused-silica capillary column, HP 20 m x 0.22 mm I.D. with methyl silicone film HP1, film thickness 0.33 µm.

Injector temperature 200°C ; oven temperature program 70°C (5 min.), then 2°C/min. up to 280°C ; carrier gas helium ; column flow rate 1.0ml/min. ; split ratio 1 : 30 or splitless ; injection volume was 1µl in all experiments.

Detection was performed with Flame Photometric Detector (FPD) in sulfur mode, identification by coupling gas chromatography with mass spectrometry.

Mass spectrometry conditions.– Total ion chromatograms (TIC) and mass spectra were recorded using a Hewlett-Packard « Mass Engine » HP 5898 with a HP UX workstation in electron impact ionization mode at 70eV. The transfer line is maintained at 100°C ; source temperature 200°C ; quadrupole temperature 100°C.

Chromatographic results and study of the stability of sulfur volatiles :

Allium volatiles contain a great number of sulfur compounds, mainly disulfides. However *Allium vineale* volatiles were found to contain all the disulfides found in

TABLE I.– Sulfur compounds (see FIG. 2) identified in A. vineale by GC/MS (see analytical conditions in text)
Composés soufrés d'A. vineale (voir FIG. 2) identifiés par GC/MS (voir les conditions analytiques dans le texte)

Disulfides	Fragments m/z and (%)	number of compound
methyl-methyl	194(M+) (100), 79(CH3S2+) (65), 49(30), 47(CH3S+) (40), 45 (85),43 (30)	1
methyl-allyl	120(M+) (44.8), 79(CH3S2+) (8.6), 73(CH2=CH-CH2S+) (5 2), 47(CH3S+) (6 9), 45	2
methyl-propyl	(24.1), 41(CH2=CH-CH2+) (100), 39 (31.0) 122(M+) (65 4), 80 (100), 79 (11 5), 64 (11 5), 59 (7.7), 47 (15.4), 46 (11 5), 43(CH3CH2CH2+) (88.5), 41(80.8), 40 (53.8), 39 (19.2)	3
methyl-propenyl	120(M+) (96 5), 87 (6.9), 80 (25.9), 79(CH3S2+) (5 2), 75 (41.4), 74 (17.2), 73(CH3-CH=CHS+) (27.6), 72 (55 2), 71 (22 4), 69 (8 6), 64 (6.9), 61 (20 7), 59 (8 6), (58 (5 2), 57 (5.2), 47(CH3S+) (22 4), 46 (12.1), 45 (100), 43 (6.9), 41(50.0), 40 (20.7), 39 (43.1)	4
allyl-allyl	146(M+) (5.0), 105(CH2=CH-CH2S+) (5 0), 73(CH2=CH-CH2S+) (6 8), 47 (5 0), 45 (20.3), 43(CH3CH2CH2+) (42.4), 42 (5 1), 41 (CH2=CH-CH2=) (100), 40 (11 9), 39 (28.8)	5
propyl-allyl	148(M+) (25 4),106 (23.7), 73(CH2=CH-CH2S+) (11 9), 72 (5.1), 64 (11.9), 47(CH3S+) (6.8), 45 (20.3), 43(CH3CH2CH2+) (42 4), 42 (5.1), 41(CH2=CH-CH2+) (100), 40 (11 9), 39 (28.8)	6
allyl-propenyl	146(M+) (20.3), 105(CH2+CH-CH2S2+ and CH3-CH=CH2S+) (15 2), 104 (6 8), 81 (23.8), 79 (5.1), 74 (13.6), 73(CH2=CH-CH2S+ and CH3-CH=CH S+) (45.8), 72 (10 1), 71(15 2), 69 (5 1), 61(20 3), 47 (10.1), 45 (62 7), 41(CH2=CH-CH2+ and CH3-CH-CH+) (100), 40 (6 8), 39 (47.4)	7
propyl propyl	150(M+) (5.5), 57 (7 4), 45 (9 3), 43(CH3CH2CH2+) (100), 41(50.0) 40 (74. 1)	8
propyl propenyl	148(M+) (52.3), 106 (54.5), 78 (11.4), 74 (13.6), 73(CH2=CH-CH2S+) (20.4), 72 (18.2), 71 (11 4), 69 (6 8), 64 (22 7), 61 (15.9), 59 (13 6), 47 (13.6), 45 (59 1),43 (CH3CH2CH2+) (65.9), 41(CH3-CH-CH+) (100), 40 (3 1 8), (39 (38 6)	9
propenyl-propenyl	146(M+) (31 6),113 (15 8), 82 (7.9), 74 (26 3), 73(CH2=CH-CH2S+) (31.6), 72 (7.9), 71 (18 4), 69 (21 0), 67 (7.9), 59 (18 4), 58 (5.2), 57 (10.5), 55 (5.2), 47 (10.5), 45 (100), 43 (18.4), 41(CH3-CH=CH+) (42.1), 40 (36 8), 39 (21.0)	10

cultivated *Allium* (FIG. 2 and TAB. I), whereas it is more common for cultivated *Allium* to exhibit only one important disulfide, wich is characteristic to each species.

Contrary to expectations these disulfides did not have as efficient an action as did the true odour of *Allium* on the leek moth, *Acrolepiopsis assectella*, a specialist of *Allium*. Using thin layer chromatography, AUGER & THIBOUT (1981) identified a new compound in leek volatiles : propyl thiosulfinate wich is the most active on leek moth. An analysis of leek volatiles made using short column, with a lower temperature and on-column injector, AUGER *et al.* (1989) were able to confirm the presence of thiosulfinate (FIG. 3) and to show using synthetic thiosulfinates, that a rise in temperature and the length of the column reduced the proportion of thiosulfinate and at the same time increased the disulfide, its degradation product. Dipropyl thiosulfinate is very unstable and disproportionates in liquid phase, but this compound is stable in gaseous phase (AUGER *et al.*, 1990). In consequence the thiosulfinates seem to be the major compounds emitted by *Allium* in natural conditions whereas the disufides commonly identified are simple analysis artefacts and are caused by sample manipulation : e.g. passage into liquid state, heating... In fact this study has shown a certain number of

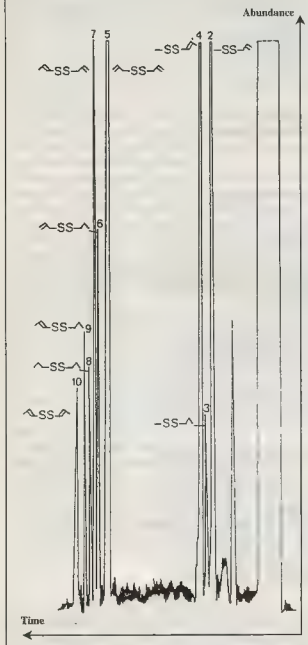


FIG. 2.– Gas chromatogram of *Allium vineale* volatiles (see analytical conditions in text).

*Chromatographie en phase gazeuse des composés volatils d'*Allium vineale *(voir les conditions analytiques dans le texte).*

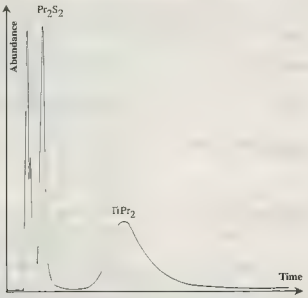


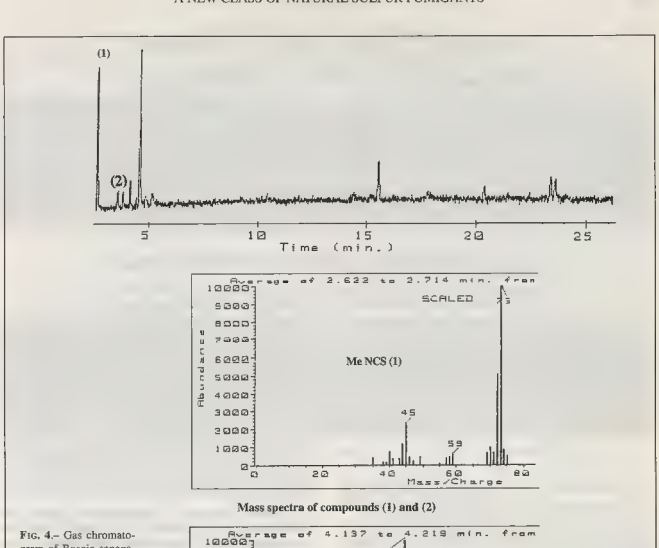
FIG. 3.– Gas chromatogram of leek *(Allium porrum)* volatiles Column 2.5m x 0.33mm I.D. Column temperature program : 70°C (5 mn.) then 10°C/min. up to 100°C. Cool on-column injection. FPD detector

Chromatographie en phase gazeuse des composés volatils du poireau (Allium porrum). Colonne 2.5m x 0.33 mm I.D. Programme de température de colonne : 70°C (5mn.) puis montée à 100°C par 10°C/min. Injecteur « on-column » et detecteur FPD

TABLE II.– Toxicity (expressed as LD50 in ml/l in 24h) of different sulfur compounds on various insects

Toxicité (exprimée par la DL50 en ml/l par 24h) de différents composés soufrés sur différents insectes.

	AL_2S_2	Pr_2S_2	Me_2S_2	Pr_2S	MePrS
Drosophila melanogaster	0,65	2,5	0,2	4,0	4,5
Acrolepiopsis assectella Adults	3,5	23	0,43	22,5	100
Larvae	50	Not toxic with our dosages	3,8	52,5	27
Diadromus pulchellus	4,5	20	0,5	12,5	18
Oryzaephilus surinamensis	3,5	55	0,8	40	36
Acanthoscelides obtectus	24	75	1,8	88	11 5



Mass spectra of compounds (1) and (2)

FIG. 4.– Gas chromatogram of Boscia senegalensis volatiles (see analytical conditions in text).

Chromatographie en phase gazeuse des composés volatils de *Boscia senegalensis* (voir les conditions analytiques dans le texte).

artefacts linked to the methods used and should therefore lead us to pay more attention to what are the real and possibly insect-active volatiles emitted by a plant.

Since then, studies have confirmed the presence of thiosulfinates in the volatiles of other species of *Allium* (BLOCK *et al.*, 1992a and b).

CRUCIFERAE AND CAPPARIDACEAE VOLATILES

Two other plant families, Cruciferae and Capparidaceae, produce volatile sulfur compounds derived from the glucosinolate precursor. The unstable aglucone initially produced is transformed by a Lossen

Table III – Toxicity (expressed as LD50 in ml/l in 24h) of different sulfur compounds on different developing stages of *Bruchidius atrolineatus*.

Toxicité (exprimée par la DL50 en ml/l par 24h) de différents composés soufrés sur plusieurs stades de développement de Bruchidius atrolineatus.

	Adults	ω	L I	L2	L3	L4	L5
Me_2S_2	0,21	0,23	2,20	1,83	3,13	2,79	3,28
Pr_2S_2	1,95	0,68	1,38	6,93	8,21	12,24	16,69
Me_2S_3	$1,3.10^{-2}$	$1.6.10^{-2}$	$1,7.10^{-2}$	$1,6.10^{-2}$	$1,7.10^{-2}$	$1.8.10^{-2}$	2.10^{-2}
Et_2S_3	0.25	0.3	0,15	0,22	0,3	0,83	0,56
CCl_4	17,95	21,85	14,64	12,33	15,59	22,67	27,10

Table IV.– The distribution of females in the olfactometric tube compared by the χ^2 test in the presence of pure air and substance-loaded air (*** : P < 0.001 ; ** : 0.001 < P < 0.01 ; 2df).

*Comparaison par le test du χ^2 de la distribution des femelles dans un tube olfactométrique en présence d'air pur et d'air odorant (*** : P < 0.001 ; ** : 0.001 < P < 0.01 ; 2df).*

	Acrolepiopsis assectella	*Plutella xylostella*	*Ephestia kuehniella*	*Plodia interpunctella*
Dipropyl disulfide	22,89***	5,89	2,62	3,50
Propyl propanethiosulfinate	38,11***	3,34	10,01**	2,14
Dipropyl trisulfide	19,92***	0,68	2,62	5,20
Dipropyl trisulfide monoxyde	20,36***	0,00	0,08	0,59

rearrangement into the corresponding isothiocyanate (ITC). Under acidic conditions, the most common product of direct elimination is the organic nitrile and different conditions result in the formation of the thiocyanate (Larsen, 1981).

Analysis of the volatiles from the genus *Brassica* thus shows numerous isothiocyanates, nitriles (Hashimoto & Kameoka, 1985 ; Tollsten & Bergström, 1988), mono- and disulfides (Bailey *et al.*, 1961). However, analysis conditions may once again cause artefacts and the true odour emitted has not yet been established.

Glucosinolates are also very common among the Capparidaceae (Brown & Stuart, 1968 ; Gmelin & Kjaer, 1970 ; Ahmed *et al.*, 1972 ; Kjaer *et al.*, 1973) and constitute a characteristic feature of this family as well as of Brassiceae.

Analysis conditions used in the laboratory

The analysis conditions were identical to those used for *Allium* volatiles.

RESULTS

Boscia senegalensis volatiles were found to contain mainly methylisothiocyanate (MITC) and isopropylisothiocyanate (iPITC) (Fig. 4).

BIOLOGICAL TESTS

Candidate molecules for fumigation don't need to be toxic : a repellent effect is just as likely to prevent infestation by insects. Both of these effects were therefore studied.

Banerji & Amonkar, 1978 demonstrated the toxicity of four sulfur compounds from *Allium* volatiles on a non-phytophagous insect larvae, *Culex pipiens quinquefasciatus*.

At IBEAS., Lecuyer, 1975 tested the toxicity of four sulfur compounds identified in the volatiles of *Allium porrum :* dipropyldisulfide (Pr_2S_2), dimethyl disulfide (Me_2S_2), dipropyl monosulfide (Pr_2S) and methylpropyl monosulfide (MePrS), on five different species of adult insect, one of wich was the leek moth (*Acrolepiopsis assectella*). Insects were placed in a 10l container and the quantity evaporated in 24h causing lethal dose 50 (in µl/l) was noted (Tab. II). The Me_2S_2 appeared to be very toxic compared to the others whereas MePrS seemed to have less effect. Leek moth larvae wich feed on leeks were not affected by Pr_2S_2, the most common compound in leeks

In 1989, Nammour studied the toxicity of di- and trisulfides as well as that of CCl_4 (the synthetic fumigant commonly used against pest insects in stored products) on different developing stages of a stored product insect,

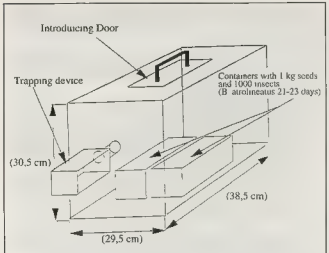


FIG. 5.– Hermetically-sealed container used for fumigation tests.
Container hermétique utilisé pour les tests en fumigation.

TABLE V.– LD50 (24h) in ml/l of MITC on various stored products pests.

DL50 (24h) en ml/l du MITC pour différents insectes ravageurs de stocks

Bruchidius atrolineatus	*Bruchus pisorum*	*Plodia interpunctella*	*Ephestia kuehniella*
0,06	0,10	0,05	0,08

TABLE VI – LD50 (24h) in ml/l of various sulfur volatiles on *Bruchidius atrolineatus* (eggs, larvae and adults)

DL50 (24h) en ml/l de différents composés volatils soufrés pour Bruchidius atrolineatus *(œufs, larves et adultes)*

	Mc_2S_2	Pr_2S_2	Me_2S_3	Me ITC	iPr ITC
Eggs	0,23	0,68	0,016	0,2	0,45
Larvae	2	10	0,02	0,5	1,2
Adults	0,21	1,9	0,013	0,06	0,15

TABLE VII.– Evolution of generations of *Bruchidius atrolineatus* in a hermetically-sealed container after fumigation with MITC. Treatment : 10mg/15days. Fn : n generation, A : adults.

Evolution des générations de Bruchidius atrolineatus *dans un container hermétique après fumigation avec du MITC. Traitement : 10mg/15 jours. Fn : génération n, . A : adultes*

	Reference Container	Tested Container
F1	651 A (323 males - 328 females)	402 A (215 males 187 females)
F2	4927 A (2507 males - 2420 females)	4A (4 males)
F3	11459 A (5642 males - 5817 females)	0
F4	18751 A (9345 males - 9406 females)	0

Bruchidius atrolineatus (TAB. III). The most toxic compound to eggs as well as to adults appeared to be Me_2S_3. All the compounds were more toxic than CCl_4.

The behaviour induced effect of these compounds has also been studied by AUGER *et al.* (1989) on four insect species, all of which were crop pests. The olfactometer was produced by LECOMTE (1986). Thirty females were placed individually into a glass test tube (90 cm long and 2 cm diameter). The position of each female in one of the three sections of the same length was noted after one minute's observation in pure air then after one minute in odorized air (10^{-2} mg of compound evaporated per min.). A χ^2 test was used to compare the distribution with the pure air and with the odour (TAB. IV). The propyl thiosulfinate was more attractive than the Pr_2S_2 and the dipropyl trisulfide monoxide, a thiosulfinate analog, was more attractive than the Pr_2S_2 for leek moth. All of those compounds appear not to be active for other species except in the case of *Ephestia kuehniella* wich is repelled by the propyl thiosulfinate.

Sulfur volatiles of *Allium* also appear to be powerful repellents for two species of ant : *Formica selysi* and *F. fusca* (NOWBAHARI & THIBOUT, 1992).

Therefore the sulfur compounds produced in particular by the *Allium* are semiochemicals acting upon the behaviour of specialists without being toxic to them, but they appear to be toxic to insects that don't feed on these plants, such as Drosophilidae and Bruchidae.

The same effects were observed with ITC : for example, Allyl-ITC was attractive for the diamond-back moth, *Plutella xylostella* (AUGER, 1987).

Studies on ITC toxicity were more common in the past. Since the beginning of the century the use of ITC has been shown as a natural fumigant. MOORE & GRAHAM, 1918 showed the insecticidal activity of Allyl-ITC on the eggs of *Leptinotarsa decemlineata*. It also appears to be an efficient fumigant against *Sitophilus oryza* L., *Tribolium confusum* Jacqueline du Val., *S. granarius* L., and *Plodia interpunctella* Hübner (NEIFERT *et al.*, 1925). SMITH, 1951 showed that 4-biphenyl ITC is more efficient than DDT on two flies : *Ctenocephalides felis* and *Xenopsylla cheopis*.

Following the studies on *Boscia senegalensis* mentioned above, tests on the toxicity of MITC towards different pest insects of stored products (Coleopterae, and Lepidopterae) have been further investigated (TAB. V).

All the volatiles tested showed interesting toxic properties on adults, eggs and larvae of many pest species at a lower dose than that of common fumigants such as CCl_4 (TAB. VI).

Fumigation with MITC of laboratory stocks of seeds (FIG. 5 and TAB. VII) was shown to be effective on several developmental stages and left little residue on the stocks as indicated by the fact that immediately after an eight day treatment, artificial introduction of *B. atrolineatus* led to the same level of infestation as for non-treated seeds.

Research in the real conditions led by the ITCF (Institut Technique des Céréales et Fourrages) has also confirmed this toxicity and has shown that the treatment has no effect on the commercial and technogical qualities of wheat seed.

Application screening of some of these toxic compounds is now in progress and the use of one of them, MITC, is already patented.

CONCLUSIONS

These compounds, in particular ITC and trisulfides, show an insecticidal effect wich could be used in controlling insect pests of stored products, either by introducing them into stocks where they can easily diffuse, or by keeping stored products with plants that produce these sulfur compounds (Alliaceae, Bignoniaceae, Cruciferae, Capparidaceae).

More generally, research on new natural molecules for fumigation should be more focused on plant/phytophagous insect relationships, as it appears that if a plant attracts only one species of insect it is repellent or even toxic to others

To these ecological and chemical studies, ethnobotanical research should be undertaken so as to study more traditionnal methods used in small villages by farmers in developing countries to protect their stored products. These could be the basis for a Natural Fumigant Program that we propose.

REFERENCES

AHMED, Z.F., RIZK, A.M., HAMMOUDA, F.M. & SEIF EL-NAER, N.M., 1972. Glucosinolates of Egyptian *Capparis* species *Phytochemistry*, 11 : 251-256

ANJANA, A., SONE, L.A. & GUPTA, K.C., 1988 – Natural products as protectants of pulse beetles. *Bulletin of Grain Technology*, 26 : 154-164

AUGER, J., 1987.– *Analyse et synthèse de substances allélochimiques (Liliacées) et synthèse d'analogues. Application à quelques comportements d'insectes inféodés ou non au poireau (Allium porrum L.).* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Tours. FRANCE : 260 p

AUGER, J. & THIBOUT, E., 1981.– Emission par le poireau *Allium porrum* de thiosulfinates actifs sur la teigne du poireau, *Acrolepiopsis assectella* Z. (Lepidoptera). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292 : 217-220

AUGER, J., LECOMTE, C. & THIBOUT, E., 1989.– Leek odour analysis by gas chromatography and identification of the most active substance for leek moth, *Acrolepiopsis assectella*. *J. Chem. Ecol*, 15 : 1847-1854

AUGER, J., LALAU-KERALY, F.X. & BELINSKY, C., 1990.– Thiosulfinates in vapor phase are stable and they can persist in the environment of *Allium*. *Chemosphere*, 21 : 837-843

BAILEY, S.D., BAZINET, M.L., DRISCOLL, J.L., & McCARTHY, A.I., 1961.– The volatile sulfur components of cabbage. *J. Food Sci.*, 26 : 163-170.

BANERJI, A. & AMONKAR, V., 1978.– Insecticidal principles of garlic. Brevet, Indian 144278

BLOCK, E., NAGANATHAN, S., PUTMAN, D. & ZHAO, S.H., 1992a.– *Allium* chemistry : HPLC analysis of thiosulfinates from Onion, Garlic, wild Garlic (Ransoms), Leek, Scallion, Shallot, Elephant (Great-Headed) Garlic, Chive, and Chinese Chive. Uniquely high allyl to methyl ratios in some garlic samples. *J. Agric. Food Chem*, 40 : 2418-2430.

BLOCK, E., PUTMAN, D. & ZHAO, S.H., 1992b.– *Allium* chemistry : GC-MS analysis of thiosulfinates and related compounds from Onion, Leek, Scallion, Shallot, Chive, and Chinese Chive. *J. Agric. Food Chem*, 40 : 2431-2438.

BROWN, I.V. & STUART, K.L., 1968.– Glucosinolates in two jamaican *Capparis* species. *Phytochemistry*, 7 : 1409-1410

CHANDER, H., KULKARNI, S.G. & BERRY, S.K., 1991 Effectiveness of turmeric powder and mustard oil as protectants in stored milled rice against the rice weevil, *Sitophilus oryzae International pest control*, 33 : 94-97

DE LUCA, Y., 1980. - Produits d'origine végétale opposables aux Bruchides (Col.). Attractifs, antiappétants, dissuadants, répulsifs, létaux. *Frustula Entomologica Nuova Serie*, 2 : 1-11.

DIMETRY, N.Z., EL-GENGAIHI, S., REDA, A.S. & AMER, S.A.A., 1992.– Biological effects of some isolated *Abrus precatorius* alkaloids towards *Tetranichus urticae* Koch *Anzeiger fur Schadlingskunde, Planzenschutz, Umweltschutz*, 65 : 99-101.

FOSTER, G.N. & KELLY, E.W.C., 1991 - Performance of non-synthetic products used for control of black bean aphid (*Aphis fabae*) on field bean (*Vicia faba*). *Annals of Applied Biology*, 118 : 14-15.

FRAENKEL, G.S., 1959.– The « raison d'être » of secondary plant substances *Science*, 129 : 1466-1470.

GMELIN, R. & KJAER, A., 1970.– Glucosinolates in some new world species of Capparidaceae *Phytochemistry*, 9 : 601-602

GRAINGE, M., AHMED, S., MITCHELL, W.C. & HYLIN, J.W., 1985. - *Plant species reportedly possessing pest-control properties - an EWC/UH Database* Resource Systems Institute, East-West Center, Honolulu, HAWAI : 249 p.

HASHIMOTO, S. & KAMEOKA, H., 1985.– Sulfur and nitrogen containing neutral volatile components of Cruciferae. *J. Food Sci*, 50 : 847-852

JOTWANI, M.G. & SIRCAR, P., 1965 – Neem seeds as protectant against bruchid *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) infesting some leguminous seeds. *Indian J. Entomol.* 29 : 21-24

KHAIRE, V.M., KACHARE, B.V. & MOTE, U.N., 1992 – Efficacy of different vegetable oils as grain protectants against pulse beetle, *Callosobruchus chinensis* L. in increasing storability of pigeonpea. *Journal of Stored Products Research*, 28 : 153-156.

KJAER, A., SCHUSTER, A., DELAVEAU, P. & KOUDOGBO, B., 1973. Glucosinolates in *Boscia senegalensis*. *Phytochemistry*, 12 : 725-726

LANCASTER, J.E. & SHAW, M.L., 1991.– Metabolism of g-glutamyl peptides during development, storage and sprouting of onion bulbs *Phytochemistry*, 30 : 2857-2859

LARSEN, P.O., 1981.– Glucosinolates. *In* CONN, E.E (ed), *The Biochemistry of Plants (VII)*. Academic Press, New-York

LECOMTE, C., 1986.– *Influences de substances volatiles sur les relations spatio-temporelles entre Allium (Liliacées), Acrolepiopsis assectella (Lep., Hyponomeutidae), Diadromus pulchellus et D. collaris (Hym., Ichneumonidae).* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Tours. France : 140 p.

LECUYER, P., 1975.– *Etude du pouvoir toxique des substances volatiles du poireau (Allium porrum L.) sur les insectes consommateurs ou non de cette plante.* These de Doctorat ès Sciences, Université de Tours. FRANCE : 123 p

LOGNAY, G., MARLIER, M., SEVERIN, M., HAMBRUGE, E., GIBON, V. & TREJEVO, E., 1991.– On the caracterization of some terpenes from *Renealmia alpinia* Rott (Mass) oleoresin. *Favour Fragance J.* 6 : 87-91.

MANSOUR, F., RAVID, U. & PUTIEVSKY, E., 1986 – Studies of the effects of essential oil isolated from 14 species of Labiatae on the carmine spidermite, *Tetranychus cinnabarinus Phytoparasica*, 14 : 137-142

MEISNER, J., MELAMED-MADJAR, V., ASCHER, K R S & TAM, S., 1985 – Effects of an aqueous extract of neem seed kernel on larvae of the European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis Phytoparasica*, 13 : 173-178

MOORE, W.H. & GRAHAM, S.A., 1918 – Toxicity of volatile organic compounds to insect eggs. *J. Agric. Res.*, 10 : 365-371.

NAMMOUR, D., 1989.– *Recherches sur la phéromone sexuelle de Bruchidius atrolineatus Pic.(Coléoptère Bruchidae) et sur les substances d'origine végétale à propriétés insecticides. Leur importance dans le contrôle des populations.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Tours, France : 220 p.

NEIFERT, I.E., COOK, F.C., ROARK, R.C., TONKIN, W.H., BACK, E.A. COTTEN, R.T., 1925.– Fumigant against grain weevils with various volatile organic compounds *U.S.D.A. Tech. Bull.*, 162 : 522

NOWBAHARI, B., & THIBOUT, E., 1992. - Defensive role of *Allium* sulfur compounds for leek moth *Acrolepiopsis assectella* Z. (Lepidoptera) against generalist predators. *J. Chem. Ecol.*, 18 : 1991-2002

PRACOS, P., COURANJOU, C., FLEWAT-LEUSSARD, F. & ANGLADE, P., 1990.– Evaluation de l'effet antinutritionnel des substances allélochimiques des plantes à l'aide d'un insecte du blé : *Tenebrio molitor* L. (Coléoptère Tenebrionodae). International Conference on Stored-products Protection, Bordeaux, France

SALEM, I.E.M., 1991 – Indole alkaloids from weed plants having aphidicidal and deterrency effects against *Rhopalosiphum maidis* Fitch. (Aphididae). International Symposium on Crop Protection BElgique

SEIGLER, D. & PRICE, P.W., 1976 – Secondary compounds in plants : primary functions. *Amer. Natur.*, 110 : 101-105.

SMITH, C.N., 1951.– Compounds more toxic to fleas than DDT *Am J Trop. Med*, 31 : 252-256

TOLLSTEN, L. & BERGSTRÖM, 1988. - Headspace volatiles of whole plants and macerated plant parts of *Brassica* and *Sinapsis*. *Phytochemistry*, 27 : 2073-2077.

WATSON, R.T., 1992.– Methyl Bromide. Science and technology and economic synthesis report. *Fumigant and Pheromone*. Issue 29

WEN, J.H. & SCHMUTTERER, H., 1991.– Effects of extracts from fruit and leaves of *Melia azedarach* L. on *Locusta migratoria migratorioides*. *Anzeiger für Schadlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 64 : 128-133

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les insectes (Coléoptères et Lépidoptères) provoquent des pertes importantes au cours du stockage des graines. Le contrôle de ces populations d'insectes dans les stocks pose de nombreux problèmes. Seuls les fumigants sont susceptibles de diffuser dans les masses importantes de grains et de pénétrer à l'intérieur des grains.

Cependant, les fumigants chimiques, au même titre que les pesticides de synthèse utilisés en champs, présentent un inconvénient majeur : leur toxicité. Ainsi l'usage du phosphure d'aluminium pour des grains en sacs ou en vrac nécessite des enceintes étanches spécialement agréées. Quant au bromure de methyle, on lui impute 10 % de responsabilité dans la régression de la couche d'ozone ce qui devrait aboutir à sa suppression dans un avenir très proche. Une alternative s'impose donc : les fumigants naturels

L'efficacité d'extraits ou de certaines parties de nombreuses espèces de plantes a déjà été démontrée contre les ravageurs de cultures et de denrées stockées. En Afrique on a pu constater que les agriculteurs protégeaient leurs stocks de Niébé à l'aide de feuilles d'une Cappandacée, *Boscia senegalensis*, connue pour son odeur soufrée.

Deux groupes de composés volatils soufrés ont donc été évalués en fumigation : ceux émis par les *Allium* et ceux émis par les Cappandacées et les Crucifères.

Les plantes du genre *Allium* produisent des composés soufrés spécifiques. Comme beaucoup de composés secondaires végétaux ils auraient de nombreux effets biologiques. En particulier, ils seraient un des principaux moyens de défense des végétaux contre les phytophages (allélochimiques).

Les études des composés volatils émis par les *Allium* par GC/MS ont montré principalement des disulfures. Cependant ces résultats ne rendaient pas compte des tests biologiques effectués sur la teigne du poireau Acrolepiopsis assectella. En analysant l'odeur du poireau en GC/MS avec une colonne courte et une température peu élevée des chercheurs de l'IBEAS ont mis en évidence la présence d'un nouveau composé dans les odeurs du poireau *Allium porrum* : le thiosulfinate de propyle. Celui-ci intervient dans la biosynthèse de plusieurs composés soufrés dont les disulfures et est par ailleurs très actif sur la teigne du poireau. Le thiosulfinate de dipropyle est très instable et se dismute en phase liquide ce qui explique qu'on ne le retrouve pas après une analyse dans une colonne de GC de 25m chauffée à plus de 70°C. En fait ce composé est stable en phase vapeur et on peut donc penser qu'il est présent dans les odeurs du poireau émises en conditions naturelles et que les nombreux autres disulfures, trisulfures et monosulfures identifiés sont de simples artefacts d'analyse dus à la manipulation des échantillons.

Deux autres familles de plantes les Cappariadaceae et les Cruciferae émettent des composés soufrés volatils dérivés de glucosinolates précurseurs.

L'analyse des composés volatils du genre *Brassica* montre de nombreux isothiocyanates, nitriles, mono et disulfures. Mais ici aussi les conditions d'analyse peuvent créer des artefacts.

Les glucosinolates sont abondants aussi chez les Cappariadaceae et nous avons analysé l'odeur de *Boscia senegalensis* par GC/MS. Elle contient principalement le methylisothiocyanate et l'isopropylisothiocyanate

Ces molécules potentiellement utilisables en fumigation ont été testées pour leur toxicité et leur répulsivité

A l'I.B.E.A.S, la toxicité de quatre disulfures présents dans les odeurs d'*Allium* a été testée sur cinq espèces d'insectes. Le disulfure de méthyle apparaît très toxique comparé aux autres. Les larves D'*A. assectella* ne sont pas affectées par le disulfure de dipropyle, le plus abondant chez le poireau.

De même la toxicité des di et trisulfures a été étudiée sur les différents stades d'un insecte ravageur de denrées stockées, *Bruchidius atrolineatus* C'est le trisulfure de méthyle qui est le composé le plus toxique sur les œufs et les adultes.

Les odeurs soufrées des *Allium* s'avèrent aussi être de puissants répulsifs pour la plupart des insectes alors qu'ils sont attractifs pour la teigne du poireau

Les études de toxicité des isothiocyanates ont été plus nombreuses par le passé. Ainsi les propriétés insecticides de l'Allyl-ITC ont été montrées sur de nombreux insectes. Nous avons entrepris de tester la toxicité de divers isothiocyanates sur les insectes des stocks (Coléoptères et Lépidoptères). Ils présentent tous une activité insecticide importante.

Ces composés soufrés, notamment les isothiocyanates et les trisulfures présentent donc des propriétés insecticides et répulsives permettant le contrôle des populations d'insectes.

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 103-109

COCKROACHES AS VECTORS OF PATHOGENIC BACTERIA IN URBAN ENVIRONMENTS*

Colette RIVAULT[1], Ann CLOAREC* & Annie LE GUYADER[2]

[1] *Laboratoire d'Ethologie, URA CNRS 373, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes cedex, France*
[2] *A.A.C.C.E.S. Qualité, 13 bis, rue Lanjunais, 35000 Rennes, France*

SUMMARY
(original scientific paper)

The medical importance of cockroaches is probably much greater than is generally realized in urban buildings. Cockroaches harbor bacteria including pathogenic ones in their guts or carry them on their cuticle. We compared the bacterial fauna carried by cockroaches in different types of buildings : hospitals, food-handling places, low-income flats, swimming-pool sides and toilets. We were able to characterize groups of bacteria in relation to the environment which differed both in species diversity and in frequency of occurrence. The presence of cockroaches in different types of urban buildings is discussed in terms of risks for human health and the quality of the environment.

KEY WORDS : Cockroaches - *Blattella germanica* - Pathogen bacteria - Urban environments.

RÉSUMÉ
(travail original)

LES BLATTES : DES VECTEURS DE BACTÉRIES PATHOGENES EN MILIEU URBAIN.
L'importance de la présence de blattes dans des milieux urbains pour la santé humaine est souvent sous-estimée. Les blattes transportent des bactéries dans le tube digestif et sur la cuticule. Parmi les bactéries transportées, un certain nombre d'espèces sont pathogènes ou potentiellement pathogènes. Il est souvent difficile de prouver le rôle des blattes dans la transmission d'une maladie, mais nous savons qu'elles peuvent se nourrir aussi bien sur de la nourriture saine que des détritus organiques et des fèces. Le fait qu'elles soient omnivores, qu'elles passent d'une source de nourriture à l'autre peut les amener à contaminer des sources de nourriture. Nous avons montré qu'un simple contact assure la contamination. Par ce biais elles peuvent donc devenir dangereuses pour l'homme. Les bactéries qu'elles transportent sont fonction de l'environnement dans lequel elles se trouvent. Nous avons comparé la flore bactérienne transportée par des blattes capturées dans différents types d'habitats urbains : hôpital, cuisines de restaurants, fournils, appartements HLM, toilettes et bordures des bassins dans une piscine. Nous avons mis en évidence des groupes de bactéries transportées en fonction de l'environnement étudié, groupes qui se caractérisent par la diversité spécifique et la fréquence relative des espèces. La présence de blattes est analysée en fonction des différents types d'habitats et des risques qu'elles représentent pour la santé et la qualité de l'habitat.

MOTS CLÉS : Blattes - *Blattella germanica* - Bactéries pathogènes - Milieux urbains

INTRODUCTION

One important characteristic of urban ecosystems as defined by BENNETT & OWENS (1986) is the dominant presence of people whose activities provide resources (water, food shelter, temperature, hygrometry etc.) that other species, including pests, require. The presence of cockroaches, like that of other pests found in urban environments, raises important problems. Problems related to keeping cockroach populations at levels low enough to be tolerated from cultural, biological, chemical (use of insecticides) and economical points of view cannot yet be considered as being resolved.

Cockroaches are nocturnal, so people generally only notice them when the population is already important. They are omnivorous, so they can forage on all sorts of organic resources from food kept in kitchens to detritus and garbage in dustbins or in sewers and including faeces

*Présenté au Congrès Européen d'Écologie ; version finale reçue le 30 septembre 1994

Urban cockroaches are generally considered to be a real sanitary hazard. In addition, they can induce phobia, uncontrolled fear, as well as the more commonly observed impression of social discomfort. Their presence in some types of habitat, especially in private dwellings, influences the well-being of the inhabitants (WOOD *et al.*, 1981). Cockroaches can cause allergic reactions in some people (ROTH & WILLIS, 1957 ; BENNETT & OWENS, 1986). Finally, they can carry bacteria, fungi, helminths, viruses and protozoa that can cause food poisoning for example, or other forms of infection (ROTH & WILLIS, 1957 ; STORY 1986). In as much as cockroaches are not compulsory hosts for these micro-organisms, the exact role these insects play in disseminating pathogenic agents has never been clearly established.

The aim of this investigation was first to analyse the potentiality of bacterial contamination by cockroaches in their normal urban habitat and secondly to identify bacterial species carried by the three most frequent urban cockroach species (*Blattella germanica* (L.) (Blattellidae), *Supella longipalpa* (F.) (Blattellidae) and *Blatta orientalis* L. (Blattidae)) in relation to different environments with different sanitary practices and different uses. A long term study of these cockroach populations was carried out simultaneously (RIVAULT, 1989).

MATERIAL AND METHODS

SAMPLING

In the urban environments we studied, there are three predominant species of domestic cockroaches : *Blattella germanica* (L.) (Blattellidae), *Supella longipalpa* (F.) (Blattellidae) and *Blatta orientalis* L. (Blattidae). All the samples were analysed in the same way so cockroach species did not influence the results.

Cockroaches were caught in food-baited pit-fall traps following the method described previously by RIVAULT (1989). Each sample was composed of 5 to 10 adults or large larvae, depending on how many animals were caught. Enough cockroaches were caught to make 157 samples for bacterial analyses.

We selected 6 different types of buildings in Rennes, France :

1) Hospital.– The main hospital is a large 10-floor L-shaped building covering a ground surface of approximately 3600 m². This building is divided into separate independant medical units. Very few human exchanges occur between units.

Two types of areas were selected in this building, nursing areas (HSE) and out-patient areas (HCO). In the nursing areas (HSE), enough cockroaches to make 40 samples were caught in patients' rooms, main corridors and various technical rooms in different units on five different floors. In the out-patient areas (HCO), 29 samples of cockroaches were taken from consultation rooms, laboratories, offices, kitchens, toilets and corridors in different units on four different floors.

2) Public swimming-pool.– The building housing this public swimming-pool has a floor surface of approximately 3700 m². Two types of areas were selected in this large building : the toilet area (PWC) and the pool-sides (PBA). Twelve cockroach samples from the toilet area and 12 samples from the pool-sides were analysed.

***3) Food-handling establishments* (ALI).**– Insects were trapped in 12 different kitchens of private restaurants or in bakeries. None of these establishments presented any geographical proximity.

***4) Low-income flats* (APP).**– These flats were in 15 large 15-floor buildings. Each building included approximately 100 flats. Cockroaches were caught in the kitchens, bath-rooms and toilets of 52 different flats.

BACTERIOLOGICAL ANALYSES

Only aerobic and facultative anaerobic bacteria were investigated. Cockroaches were anaesthetized with carbon dioxide. As bacteria could be carried by the insects either in their guts or externally on their cuticle, the anaesthetized insects were first washed in sterile water with 0.01 ml of Triton X - 100 (Sigma Chemical Company, France) to collect cuticular bacteria, and then their guts were dissected and masserated in 1 ml sterile water.

Serial dilutions of each sample in sterile water were inoculated on various bacteriological nutritive media (AES Laboratory, France) and incubated for 48 h at 37°C. The identification of gram-negative bacteria was made after incubation on Drigalski medium by use of standard methods (API System, France). *Staphylococcus aureus* were incubated on Chapman medium and identified by slide agglutination and respiratory tests using Staphyslide tests (Bio-Merieux, France). *Salmonella* sp. were incubated on Mueller-Kauffmann culture medium (AES Laboratory, France) then inoculated on Hektoen medium (AES Laboratory, France). *Streptococcus* sp. were incubated on bile-esculine medium. *Pseudomonas aeruginosa* were incubated on cetrimide agar.

We chose to analyse bacterial contamination of food to reveal the possibility cockroaches have to disseminate pathogenic vectors in their natural environment. Live cockroaches were caught in the kitchens of private flats. Groups of 5 subjects were placed immediately in 125 ml sterile containers with a 5 mg piece of bread. 16 h later, after a whole night when cockroaches were active, bacterial analyses were carried out on the pieces of bread. There were 11 replicates of this experiment. Control pieces of bread were left 16 h in similar containers and analysed at the same time.

TABLE I. Transport of bacteria by cockroaches · number of samples where each bacterial species was found on the cuticle, in the gut or both. Legend · * : potentially pathogenic species carried by cockroaches. Ten bacterial species were found on cuticle only, six species in guts only and 40 species were found both on cuticle and in guts out of the 56 species identified in these samples.

*Transport de bactéries par les blattes . nombre d'échantillons de chaque espèce de bactérie en fonction de l'endroit où elle a été trouvée (sur la cuticule, dans le tube digestif ou à la fois sur la cuticule et dans le tube digestif). Légende * bactéries potentiellement pathogènes transportées par des blattes. 56 espèces de bactéries ont été identifiées dans les échantillons. Dix espèces de bactéries ont été trouvées uniquement sur la cuticule, six espèces seulement dans le tube digestif et 40 espèces ont été trouvées à la fois sur la cuticule et dans le tube digestif*

Bacteria	Cuticle	Gut	Both	Total
Achromobacter sp	0	0	1	1
Acinetobacter calcoaceticus	1	12	7	20
Acinetobacter laumanii	0	0	2	2
Acinetobacter sp	3	3	1	7
Aeromonas hydrophila	1	4	2	7
Aeromonas sobria	1	1	0	2
Alcaligenes denitrificans	1	2	0	3
Alcaligenes faecalis	0	2	1	3
Battiauxella agrestis	3	5	2	10
Cedecea sp	2	3	1	6
*Citrobacter diversus**	0	3	1	4
*Citrobacter freundii**	2	8	2	33
*Enterobacter aerogenes**	3	4	4	11
*Enterobacter agglomerans**	5	8	8	21
Enterobacter amnigenus	0	0	1	1
*Enterobacter cloacae**	10	15	30	55
Enterobacter gergoviae	0	1	0	1
Enterobacter intermedium	0	3	0	3
Enterobacter sakazaki	0	3	0	3
Erwinia amylovora	0	1	0	1
Escherichia adecarboxylata	0	1	6	7
*Escherichia coli**	6	1	2	9
Escherichia hermanii	1	0	0	1
Escherichia vulneris	1	0	0	1
Ewingella americana	1	0	0	1
Hafnia alvei	1	1	1	3
*Klebsiella oxytoca**	2	7	17	26
*Klebsiella pneumoniae**	8	10	16	34
Kluyvera sp.	2	2	2	6
Morganella morganii	4	0	0	4
*Pasteurella sp.**	2	2	0	4
Providencia alcalifaciens	0	1	0	1
*Proteus mirabilis**	0	0	2	2
*Pseudomonas aeruginosa**	0	1	1	2
Pseudomonas cepacia	1	0	1	2
Pseudomonas diminuta	0	1	0	1
*Pseudomonas fluorescens**	1	1	1	3
Pseudomonas maltophilia	3	2	1	6
Pseudomonas mendocina	1	0	0	1
Pseudomonas oryzihabitans	1	0	0	1
Pseudomonas paucimobilis	0	3	1	4
Pseudomonas pseudomallei	1	0	0	1
Pseudomonas putida	1	2	0	3
Pseudomonas stutzeri	0	1	1	2
Pseudomonas testosteroni	1	0	0	1
Pseudomonas vesicularis	0	0	1	1
Pseudomonas sp.	2	0	1	3
Rahnella agnatilis	1	0	0	1
Serratia liquefaciens	6	3	4	13
*Serratia marcescens**	7	1	6	14
Serratia odorifera	4	2	0	6
Serratia plymuthica	1	1	0	2
Serratia rubibaea	0	0	1	1
*Staphylococcus aureus**	1	0	5	6
Staphylococcus non aureus	1	0	0	1
Vibrio fluvialis	1	2	0	3
Number of different species	38	37	33	56
Number of occurrences	94	123	154	371

TABLE II.– Relationship between bacterial flora and type of habitat. Legend . * potentially pathogenic species carried by cockroaches ; ALI · food-handling establishments ; APP · low income flats ; HCO · hospital out patient areas , HSE . hospital nursing areas ; PBA · pool-sides of swimming-pool ; PWC : toilet area of swimming-pool ; X : presence of bacterial species in that type of habitat.

*Relations entre la flore bactérienne et le type d'habitat. Légende : * bactéries potentiellement pathogènes transportées par des blattes ; ALI : commerces alimentaires ; APP : appartements HLM ; HCO : hôpital de jour ; HSE : hôpital ; PBA : bordures de bassins de la piscine ; PWC : toilettes de la piscine ; X : présence d'une espèce bactérienne dans les différents types d'habitat.*

Bacteria	ALI	APP	HCO	HSE	PBA	PWC
Achromobacter sp.				X		
Acinetobacter calcoaceticus	X	X	X		X	X
Acinetobacter laumanii					X	
Acinetobacter sp.		X			X	X
Aeromonas hydrophila		X	X	X	X	X
Aeromonas sobria						X
Alcaligenes denitrificans					X	X
Alcaligenes faecalis			X			X
Buttauxella agrestis	X	X	X		X	X
Cedecea sp.				X	X	X
*Citrobacter diversus**	X	X	X			
*Citrobacter freundii**	X	X	X	X	X	X
*Enterobacter aerogenes**	X	X	X			X
*Enterobacter agglomerans**	X	X	X	X	X	X
Enterobacter amnigenus				X		
*Enterobacter cloacae**	X	X	X	X	X	X
Enterobacter gergoviae	X					
Enterobacter intermedium		X				
Enterobacter sakazaki	X	X		X		X
Erwinia amylovora	X					
Escherichia adecarboxylata		X	X	X		
*Escherichia coli**	X			X		X
Escherichia hermanii	X					
Escherichia vulneris		X				
Ewingella americana		X				
Hafnia alvei	X					X
*Klebsiella oxcytoca**	X	X	X	X		X
*Klebsiella pneumoniae**	X	X	X	X		X
Kluyvera sp.	X	X		X		X
Morganella morganii		X				X
*Pasteurella sp.**					X	X
Providencia alcalifaciens		X				
*Proteus mirabilis**				X		
*Pseudomonas aeruginosa**	X			X		
Pseudomonas cepacia		X		X		
Pseudomonas diminuta						X
*Pseudomonas fluorescens**	X	X		X		
Pseudomonas maltophilia	X	X		X		X
Pseudomonas mendocina						X
Pseudomonas oryzihabitans					X	
Pseudomonas paucimobilis	X	X	X			X
Pseudomonas pseudomallei						X
Pseudomonas putida						X
Pseudomonas stutzeri	X		X			
Pseudomonas testosteroni	X					
Pseudomonas vesicularis					X	
Pseudomonas sp.						X
Rahnella agnatilis						
Serratia liquefaciens	X	X	X			
*Serrata marcescens**	X	X	X			X
Serrata odorifera		X				
Serrata plymuthica		X				
Serrata rubibaea		X				
*Staphylococcus aureus**			X	X	X	X
Staphylococcus non aureus						X
Vibrio fluvialis		X				X

RESULTS

BACTERIAL CONTAMINATION BY COCKROACHES

No bacteria were found on any of the control pieces of bread. At least one or two bacterial species were identified on each of the 11 pieces of bread that had been in contact with cockroaches. Eleven different bacterial species were identified from these bread samples ; several of them were found on more than one piece of bread (RIVAULT *et al.*, 1993a).

This is the first time that bacterial contamination by cockroaches has been proved in their natural environment.

SPECIFIC DIVERSITY

Fifty-six different species of bacteria were identified from the 157 samples analysed. 30 % of the species were recorded only once and only 10 % of them appeared in more than 20 samples (TAB. I). Amongst the bacterial species identified in this series of cockroach samples were 14 different species carried by cockroaches that have previously been reported to be pathogenic or potentially pathogenic for man and animals (ROTH & WILLIS, 1957 ; COCHRAN, 1982 ; STORY, 1986 ; AVRIL, 1988 ; RIVAULT *et al.* 1991, 1993b). *Escherichia coli* is a key-stone species in environmental surveillance as a measure of faecal contamination. *Staphylococcus aureus* is a serious pathogen even though healthy carriage is observed. The other bacteria are either opportunist pathogens, like *Enterobacter agglomerans, E. cloacae, E. aerogenes, Klebsiella* sp. (2 species), *Proteus mirabilis, Pseudomonas aeruginosa* and *P. fluorescens,* or potential pathogens, like *Citrobacter* sp., *Pasteurella* sp. (2 species) and *Seratia marcescens.* These species can cause sepsis, gastroenteritis, urinary, biliary and peritoneal infections, pneumonia or wound infections when the required developmental conditions are encountered (ROTH & WILLIS, 1957 ; STORY, 1986).

CUTICULAR VERSUS GUT TRANSPORT OF BACTERIAL FLORA

Data from one cockroach sample can include a bacterial species identified either only after washing the cuticle or only after dissecting the gut or both. When the same bacterial species was identified in both the cuticle and the gut incubations from the same sample, it was counted as only one occurrence.

71 % (n = 40) of the 56 species identified were recorded both on cuticle and in guts, although not necessarily in the same sample. 11 % (n = 6) of the species were recorded only in guts and 18 % (n = 10) of the species were found only on cuticles. Most of the potentially pathogenic species were found on cuticle as well as in guts (TAB. I).

BACTERIAL DISSEMINATION BY COCKROACHES

To evidence bacterial dissemination by cockroaches, samples of cockroaches were collected in different types of buildings. Previous mark and recapture experiments had shown that cockroaches are able to move from one part of a building to another, from one floor to another (OWENS & BENNETT, 1982 ; RIVAULT, 1989).

Correlations between bacterial populations from two contiguous areas indicated the possibility of contamination by proximity. Two hypotheses could help to explain this result : 1) the bacteria identified on the cockroaches reflect the real situation and there are more human exchanges between the two areas with similar bacterial populations than between areas with different bacterial populations, or 2) the cockroaches, by their long distance movements, contribute directly to this proximity contamination. However, there are no data to support the first hypothesis : the areas with similar bacterial populations are completely independant. The second hypothesis appears more probable and these data indirectly confirm movement of cockroaches between two neighbouring areas, that were either door-to-door on the same floor or they were aligned vertically on two consecutive floors (LE GUYADER *et al.*, 1989 ; CLOAREC *et al.*, 1992).

Bacterial contamination by cockroaches depends on cockroach movements. Only a low proportion of a population showed any long distance movements (RIVAULT 1989) which are related to different factors including the increase in size of the population or insecticide treatments which cause cockroaches to flee from treated areas to untreated areas (BENNETT & OWENS, 1986).

RELATIONSHIPS BETWEEN BACTERIAL FLORA AND TYPE OF HABITAT

This (TAB II) and our previous studies (LE GUYADER *et al.*, 1989 ; RIVAULT *et al.*, 1993b) stress differences between bacterial flora carried by cockroaches in relation to type of building. For example, the hospital areas (HCO, HSE) were characterized by a high specific bacterial diversity whereas the swimming-pool sides (PBA) were characterized by a very low specific diversity. On the other hand, similarities were found between a) samples collected in the hospital out-patient areas (HCO) and the food-handling establishments (ALI) and b) samples collected in the hospital nursing areas (HSE) and the low-income flats (APP). There were more bacterial species in the samples from the toilet area of the swimming-pool (PWC) than in samples from the pool-sides (PBA), but this flora was poorer than those for other types of building. Although problems raised by the presence of cockroaches in hospitals have often been stressed (BURGESS, 1984 ; LE GUYADER *et al.*, 1989), sanitary problems related to the possibilities of bacterial

dissemination presented by cockroaches in private flats has never been investigated. However the similarities reported here beween the bacterial flora carried by cockroaches in hospitals and in flats emphasize the risks that the presence of cockroaches in flats could cause.

DISCUSSION

Our data show that cockroaches can play a part in disseminating bacterial species already in their environment. Cockroaches however remain only a secondary and uncertain dissemination factor. Our results stress risks the presence of cockroaches could cause to public health in an urban environment as they can carry pathogenic and potential pathogenic bacteria as well as others. The diversity of bacteria carried by cockroaches is related to where the cockroaches live. The fewer the bacteria in the environment, the fewer bacteria cockroaches will carry.

Our data confirm that cockroaches collect bacteria passively on their cuticle. Ingestion and dissemination though faeces is not the only possible way cockroaches can disseminate bacteria, mere cuticular contact is sufficient. Contamination through external contact alone is possible.

The bacterial species identified in this study were collected and transported optionally by cockroaches. *Enterobacter cloacae, Klebsiella oxcytosa, Citrobacter freundii* and *Serratia* sp. are found in the middle and hind gut of cockroaches, but they are only facultatively attached to the intestinal wall (BRACKE *et al.*, 1978). According to BURGESS (1984) the intestinal flora of cockroaches reflects the environmental flora. The notion of normal cockroach flora becomes very difficult to evaluate because cockroaches always carry bacterial species collected in the environment where they live as well as their specific anaerobic flora.

The simultaneous presence of pathogenic or potential pathogenic bacteria and cockroaches in different areas indicates an epidemiological problem.

REFERENCES

AVRIL, J L., 1988.– *Dictionnaire pratique de bactériologie clinique.* Edition marketing, Paris : 128 p.

BENNETT, G.W. & OWENS, J.M., 1986 – *Advances in urban pest management.* Van Nostrand Reinhold, New-York : 397 p.

BRACKE, J.W , CRUDEN, D.L., & MARKOVETZ, A.J., 1978.– Effects of metrodizanol on the intestinal microflora of the American cockroach, *Periplaneta americana* L. *Antimicrob. Agents Chemother,* 13 : 115-120.

BURGESS, N.R.H., 1984. Hospital design and cockroach control. *Trans. R. Soc. Trop. Med Hyg.*, 78 : 293-294.

CLOAREC, A., RIVAULT, C., FONTAINE, F., & LE GUYADER, A., 1992.– Cockroaches as carriers of bacteria in multi-family dwellings. *Epidem. Inf.,* 109 : 483-490.

COCHRAN, D.G., 1982.– Cockroaches-biology and control. *Who, vector biology and control series,* Geneva, 856 : 1-53.

LE GUYADER, A., RIVAULT, C. & CHAPERON, J., 1989.– Microbial organisms carried by brown-banded cockroaches in relation to their spatial distribution in a hospital. *Epidem. Inf.*, 102 : 485-492.

OWENS, J.M., & BENNETT, G.W., 1982.– German cockroach movement within and between urban apartments. *J. Econ. Entomol* , 75 . 570-573.

RIVAULT, C., 1989.– Spatial distribution of the cockroach, *Blattella germanica*, in a swimming-bath facility. *Entomol Exp. Appl.*, 53 : 247-255.

RIVAULT, C., CLOAREC, A., & LE GUYADER, A., 1993a - Bacterial contamination of food by cockroaches. *J. Environ. Health*, 55 : 21-22.

RIVAULT, C., CLOAREC, A., & LE GUYADER, A., 1993b.– Bacterial load of cockroaches in relation to urban environment. *Epidem. Inf.,* 110 : 317-325.

RIVAULT, C., LE GUYADER, A., & CLOAREC, A., 1991.– Transport de bactéries par les blattes en milieu urbain. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 116 : 235-241

ROTH, L.M., & WILLIS, E.R. 1957.– The medical and veterinary importance of cockroaches. *Smithson Misc. Collect.*, 134 : 1-147.

STORY, K.O., 1986 – Inspection, diagnosis, pest population monitoring, and consultation.– *In* : BENNETT G W., & OWENS J M , (eds), *Urban Pest Management*. Van Nostrand Reinhold Company, New-York : 69-94.

WOOD, F.E., ROBINSON, W.H., KRAFT, S.K., & ZUNGOLI, P.A., 1981.– Survey of attitudes and knowledges of public housing residents toward cockroaches. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 27 : 9-13.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Nous avons comparé la faune bactérienne (bactéries aérobies seulement) transportée par des blattes capturées dans différents types de milieu urbain pour essayer de mieux évaluer le risque que leur présence peut faire encourir à la santé humaine. Parmi les bactéries transportées de manière passive par les blattes présentes dans l'habitat urbain, certaines sont pathogènes ou potentiellement pathogènes pour l'homme. La présence de blattes peut donc augmenter les risques de contamination bactérienne en assurant leur dispersion sur les substrats où elles passent, et en particulier où elles s'alimentent.

Nos résultats nous ont permis de montrer que le passage des blattes sur un morceau de pain où elles peuvent venir s'alimenter, suffit à assurer la contamination du pain (RIVAULT *et al.* 1993a).

Nous avons pris des échantillons à l'hôpital où nous avons distingué les services hospitaliers avec chambres de malades (HSE), de l'hôpital de jour (HCO) avec des salles de consultation et laboratoires; dans des cuisines de restaurants ou des fournils (ALI) ; dans des appartements HLM (APP); et enfin dans les toilettes (PWC) et sur les bordures des bassins (PBA) d' une piscine.

L'analyse de 157 échantillons de blattes nous a permis d'identifier 56 espèces bactériennes. 30% d'entre elles ne sont observées qu'une seule fois, alors que 10 % apparaissent dans plus de 20 échantillons (TAB. II). Parmi ces espèces,•14 sont pathogènes

pour l'homme (STORY, 1986 ; AVRIL, 1988), en particulier *Escherichia coli* et *Staphylococcus aureus*. D'autres, telles que certaines espèces d'*Enterobacter* et de *Pseudomonas* sont des espèces opportunistes qui peuvent également causer des pathologies. La méthode de lavage des blattes suivie d'une dissection du tube digestif, nous a permis de séparer les bactéries transportées sur la cuticule, des bactéries transportées dans le tube digestif. 52 % des espèces identifiées ont été trouvées à la fois sur la cuticule et dans le tube digestif (TAB. I) Ces résultats indiquent que les bactéries sont collectées dans le milieu de manière passive sur la cuticule des blattes. L'ingestion et la diffusion par les fèces n'est donc pas la seule voie de dispersion possible Un simple contact cuticulaire peut assurer la propagation.

Les bactéries observées sur des échantillons de blattes provenant de zones contiguës révèlent la possibilité d'une contamination de proximité Les blattes par leurs déplacements sont capables d'étendre la zone de contamination initiale (LE GUYADER *et al.*, 1989 ; CLOAREC *et al.*, 1992). Mais ce résultat doit être tempéré par le fait que la proportion de blattes qui effectuent des déplacements importants n'excède pas 15 % de la population adulte (RIVAULT, 1989). D'autre part, la flore bactérienne transportée par les blattes varie en fonction de l'usage du bâtiment où elles ont été capturées. En effet, les échantillons prélevés à l'hôpital (HCO, HSE) présentent une forte diversité spécifique, alors que les échantillons prélevés en bordure des bassins de la piscine (PBA) ont peu de bactéries et peu d'espèces. On observe cependant, des similitudes entre la faune bactérienne collectée sur des blattes provenant de l'hôpital (HCO) et des cuisines de restaurants (ALI) d'une part, et entre les échantillons provenant de l'hôpital (HSE) et des appartements HLM (APP) d'autre part.

Si les problèmes d'hygiène posés par la présence de blattes en milieu hospitalier sont bien évalués, ils sont complètement sous-estimés dans les appartements privés par exemple. De même, la possibilité que les blattes entrent en contact avec la nourriture dans les établissements alimentaires, surtout si les bactéries transportées sont pathogènes, nous paraît révéler un réel danger. Nous n'avons pas trouvé de salmonelles dans nos échantillons, mais si elles sont présentes dans l'environnement, les blattes peuvent les transporter et par conséquent les disséminer.

Nos résultats ont permis de montrer que les blattes peuvent jouer un rôle non négligeable dans la contamination et la dissémination des espèces bactériennes qui sont présentes dans leur environnement. Les blattes restent un facteur secondaire et aléatoire de dissémination et de diffusion de bactéries. La diversité des espèces transportées est fonction du milieu dans lequel la blatte évolue. Moins il y a de bactéries dans l'environnement de la blatte, moins elle en transporte L'analyse des échantillons que nous avons prélevés en bordure des bassins de la piscine révèle que la diversité de la flore collectée par les blattes est beaucoup plus faible que dans les échantillons collectés dans les autres types de milieu

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 111-118

DISTRIBUTION OF SOME HARDWOOD DECIDUOUS TREES IN THE FRENCH ALPS *(Fraxinus excelsior L., Acer pseudoplatanus L., Prunus avium L.)* MULTILEVEL APPROACHES*

Nathalie BOZON[1,2], Jean-Jacques BRUN[1] & Jean-Luc GROSSI[1,2]

[1]CEMAGREF Grenoble - Div. ENP - 2, rue de la Papeterie - B.P. 76 - 38402 Saint-Martin-d'Hères, France
[2]Centre de Biologie Alpine - Université de Grenoble I - B.P. 53X - 38401 Grenoble cedex, France

SUMMARY
(original scientific paper)

In the french Alps some commercially valuable hardwood trees (ash, sycamore maple and wild cherry) colonise fallow land (farmely cultivated lands). With statistical and phytoecological approaches, we intended to establish how the species are distributed in the studied area. In the external Alps, ash trees and sycamore trees are present in spruce, fir woodland and beech forest in large areas of low density. In the intermediate Alps the three species are well developed in fallow land and their density is higher. In the internal Alps, they are marginal. The relationship between spatial aggregation and density is different according to the geographic distribution and the soil biota activity involved.

KEY WORDS : French Alps - Commercially valuable deciduous trees - Ash - Sycamore maple - Wild cherry - Phytoecology - Humus - Soil fauna - Soil activity.

RÉSUMÉ
(travail original)

RÉPARTITION DE QUELQUES FEUILLUS PRÉCIEUX DANS LES ALPES FRANÇAISES (FRAXINUS EXCELSIOR L., ACER PSEUDOPLATANUS L., PRUNUS AVIUM L.). *APPROCHE MULTISCALAIRE.*

Dans les Alpes françaises à l'étage montagnard, des feuillus précieux (frêne, érable sycomore et merisier) colonisent les friches (anciennes terres cultivées). En intégrant conjointement des approches statistiques, phytoécologiques et pédobiologiques, nous avons essayé d'établir et de comprendre la distribution de ces espèces.

Dans les Alpes externes, les frênes et les érables sont disséminés, sur de vastes surfaces, dans les pessières, hêtraies et sapinières. Dans les Alpes intermédiaires, les trois essences sont bien développées dans les accrus avec une densité plus élevée. Enfin, dans les Alpes internes, leur présence est marginale. Nos travaux montrent ainsi l'influence déterminante qu'exercent la situation biogéographique et l'activité biologique du sol sur la répartition spatiale et la densité des feuillus précieux.

MOTS CLÉS : Alpes françaises - Feuillus précieux - Frêne - Érable sycomore - Merisier - Phytoécologie - Humus - Faune du sol - Activité du sol

INTRODUCTION

The decay of land use since the last half century has caused arable land and cultivated fields to turn always more into fallow (BOZON & GROSSI, 1991). In addition, the reduce of the European Community over-production has increased this phenomenon. Today many fields have become permanently fallow. In fact, if no other management practices are supplied on the abandoned sites, natural succession begins (CONNELL & SLAYTER, 1977). Many studies show that vegetation dynamics has nowadays encouraged the development of deciduous plant formations with post-pioneer species : ash *(Fraxinus excelsior L.)*, sycamore maple *(Acer pseudoplatanus L.)* and wild cherry (*Prunus avium L.*). These trees are called « precious » because of their wood qualities.

This resource is already being managed in northeastern France. Meanwhile in the Alps only a few research projects deal with the spread of commercially valuable deciduous trees. These studies discuss only

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie ; version finale reçue le 30 septembre 1994.

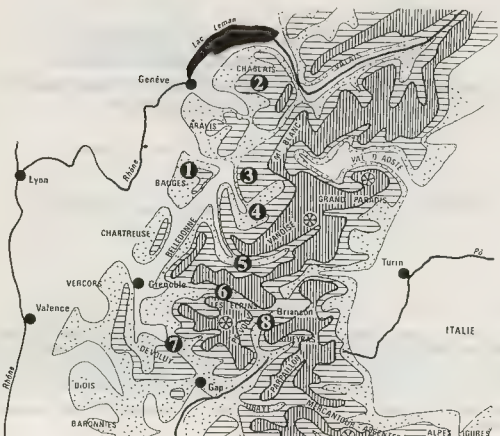


FIG. 1 – Studied areas localization
1 - Bauges, 2 - Chablais, 3 - Beaufortin, 4 - Tarentaise, 5 - Maurienne, 6 - Oisans, 7 - Champsaur, 8 - Briançonnais

Localisation des sites d'étude
1 - Bauges, 2 - Chablais, 3 - Beaufortin, 4 - Tarentaise, 5 - Maurienne, 6 - Oisans, 7 - Champsaur, 8 - Briançonnais.

typological and floristic approaches (FOURNIER, 1985 ; MEYER, 1981). That is why we started to study other important aspects of this problem. Our aim here is also to establish how the commercially valuable deciduous trees are distributed in the French Alps according to environmental factors (climatology, biogeography, geomorphology and geology).

STUDY SITES

Therefore we intend to study the spatial distribution of hardwoods in the French Alps at the montane level and particularly in eight different areas from the external Alps to internal ones and from north to south (FIG. 1).

This mountain area presents various bioclimatic, geological and ecological conditions (OZENDA, 1983, 1985 ; OBERLINKELS, 1990)

We chose from among the eight areas three characteristic situations :

• Bauges (external Alps) : This area presents a contrasting landscape, with large forested surface (mixed forest) and a broad expanse of agropastoral land

• Maurienne (intermediate Alps) : The mountainsides were used extensively for agropastoral activities until 1940, but today have been almost completely abandoned. All the landscape structure is made up of fallow land with deciduous trees.

• Briançonnais (internal Alps) : This site is

characterised by an openfield structure. It was used for sheep grazing and nowadays the surface is colonised by xeric vegetation (coniferous forest).

METHODS

Our method is based on an ecologically oriented combination of statistical, phytoecological and pedobiological information.

Spatial distribution of hardwoods was established using the statistical data of « Inventaire Forestier National » upon several national forested areas[1]. The vegetation is mapped according to several planting types[2].

Estimated stem number was used for each species and for characterising the distribution of the chosen species in each area. It was also used for describing to which different planting types each species belongs. These results are discussed after correcting them especially the densities with the surface area and the aggregation types.

Phytoecological aspect was studied using data extracted from the literature (RAMEAU, 1989, 1993). Several surveys were made in the different sites.

Humus profiles were described taking into account the litter types (quantity and quality) and some groups of the soil fauna [particularly earthworm species (Lumbricidae)].

[1] National forested area : territorial division presenting similar forested conditions.

[2] Planting types : planting unity showing an homogeneity of species (« Type de peuplement »).

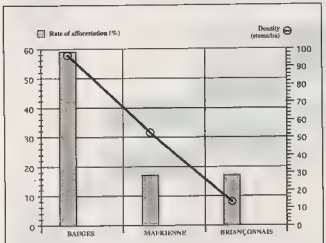


FIG. 2. - Afforestation rate (forested area / total area) and density (total stems number of the three species / forested area).

Taux de boisement (surface boisée/surface totale) et densité (nombre total de tiges des trois espèces/surface boisée).

RESULTS

STATISTICAL APPROACH

Statistical data allow us to estimate quantitatively the regional resource of commercially valuable deciduous trees, to situate it with others species and to analyse its geographic distribution (HOUILLER & RITTIÉ, 1992).

Our first result concerns the afforestation rate and the mentioned species distribution (FIG. 2).

In the Bauges region (FIG. 3a), the afforestadon rate is high (59,1 %). This can be explained by the climatic conditions (high rainfall contributing to increase dynamics

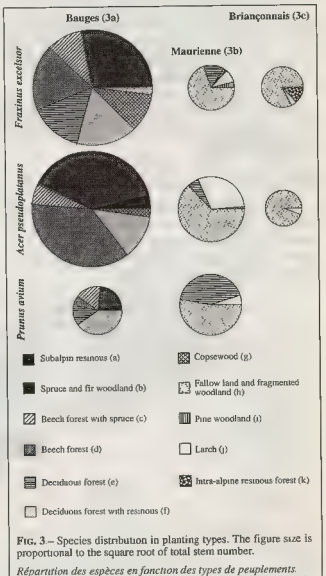


FIG. 3.– Species distribution in planting types. The figure size is proportional to the square root of total stem number.

Répartition des espèces en fonction des types de peuplements. La taille des figures est proportionnelle à la racine carrée du nombre total de tiges. (a) Résineux du subalpin, (b) Pessière et sapinière, (c) hêtraie mêlée d'épicéa, (d) hêtraie, (e) forêt feuillue (f) forêt feuillue en cours d'enrésinement (g) taillis divers (h) accrus et boisements morcelés, (i) peuplement de pin, (j) mélèzin, (k) forêt résineuse intra-alpine.

of climax species : *Fagus silvatica L., Picea abies (L.) Kast., Abies alba Mill.).* The ash trees and sycamore trees are in the spruce and fir woodland and beech forest in large areas with low density (only 20 to 50 stems per hectare).

There are less wild cherry trees in total spread over large area

In the Maurienne valley, the afforestation rate is lower (17,2 %). The commercially valuable deciduous trees are well developed in fallow land. Their density is higher (more than 100 stems/ha) and they cover a greater surface without being mixed with the mature stage species (FIG. 3b).

The Briançonnais is characterised by a nearly total absence of deciduous trees (only 2,5 % of the forested area which represent 17,2 % of the total area). The wild cherry is missing because of the altitude (more than 2000 meters on average, the average altitude in the French Alps).

Fraxinus excelsior L. and *Acer pseudoplatanus L.* are present in fragmented woodland areas, their density is low (less than 8 stems/ha). So, we can say that their presence is marginal (FIG. 3c)

PHYTOECOLOGICAL APPROACH

These three deciduous species are grouped in several floristical units according to the IFN data (as for example beech forest, spruce and fir woodland, fallow land…). The phytosociological position of the commercially valuable deciduous trees is explained in figure 4.

We have brought together all the species mentioned in the previous paragraph, trying to point out their contribution or their role in the phytosociological alliance.

As we can see *Fraxinus excelsior, L., Acer pseudoplatanus L., Prunus avium L.,* are representative of an intermediate situation. They are able to grow from the hill belt to the subalpine one, especially the ash, and the sycamore maple. In addition these three species were favoured by human activity (agriculture and grazing), kept in the hedges (the foliage was used to feed animals when field grazing was insufficient).

In the montane belt, the hardwood deciduous trees belong to some phytoecological successions. They are well located inside vegetation series in the external Alps (beech-fir series) and in the internal Alps [intra-alpine scots pine series (south-facing slopes) or montane larch forest (north-facing slopes)].

On the other hand, the intermediate Alps show a particular situation : it's the eastern distribution limit for *Fagus silvatica L., Picea abies (L.) Kast.* and the western one for *Pinus silvestris L.* and *Larix decidua Mill.* The studied species, showing hardly any competition, find here a favourable situation. It is difficult to classify them into series « *ces (…) groupements riches en espèces transgressives des associations voisines (…) sont difficiles à caractériser d'un point de vue phytosociologique* » (FOURNIER, 1985).

Much of the explanation for their widespread distribution rests with the great plasticity of the ecological requirements of these three species, combined with human actions.

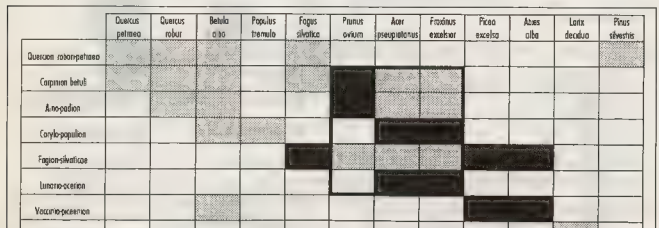
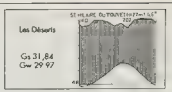


FIG. 4.– Phytosociological analysis.
Analyse phytosociologique. (a) espèces caractéristiques de l'alliance, (b) espèces différentielles, (c) espèces compagnes.

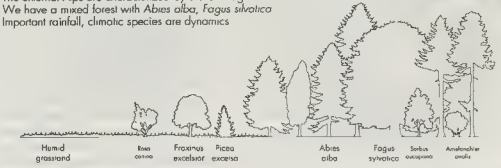
FIG. 5.– Ligneous recolonization models.

Modèles de recolonisations ligneuses

EXTERNAL ALPS

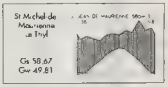


The external Alps are characterized by a short stage of deciduous trees
We have a mixed forest with *Abies alba, Fagus silvatica*
Important rainfall, climatic species are dynamics

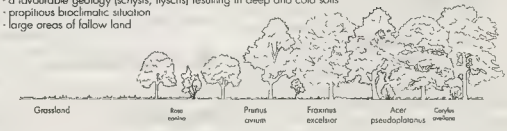


MIXED FOREST

INTERMEDIATE ALPS



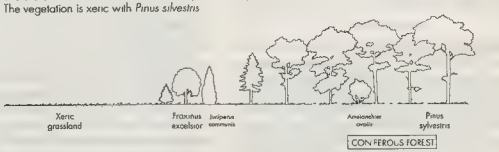
We observe a large presence of deciduous trees because of
- numerous hedgerows containing the three species which were commonly explored for feeding cattle during winter
- a favourable geology (schysts, flyschs) resulting in deep and cold soils
- propitious bioclimatic situation
- large areas of fallow land



DECIDUOUS FOREST

INTERNAL ALPS

The deciduous trees are found only in the damp stations
There are severe bioclimatic conditions (low rainfall)
The vegetation is xeric with *Pinus silvestris*



CONFEROUS FOREST

Gams indexes : Gs Gams summer, Gw Gams winter

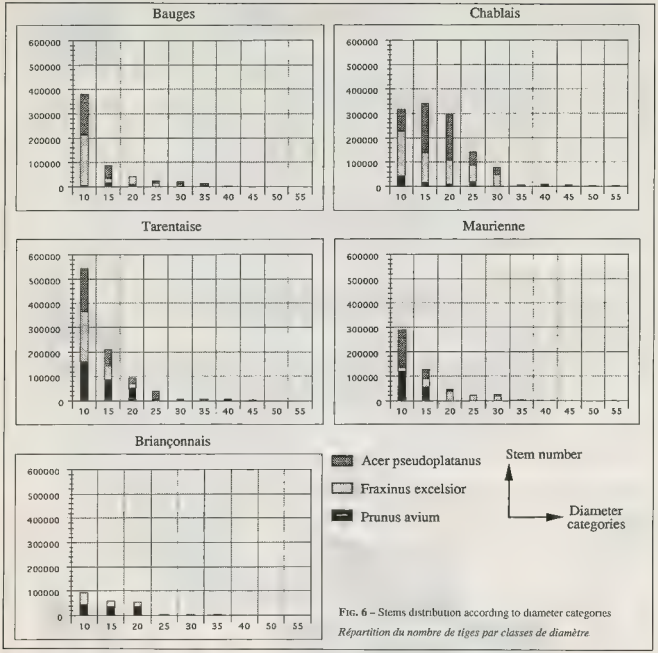


FIG. 6 – Stems distribution according to diameter categories
Répartition du nombre de tiges par classes de diamètre

HUMUS PROFILES AND SOIL ACTIVITY INFORMATIONS

Humus forms were studied in all these bioclimatic situations. The first finding is that humus retains its agricultural past even after 30 or 40 years (homogeneity of the arable zone), and all the cases we have described belong to the MULL's group. This humus form is caracterised by a well developed structure (clay-mineral complexes) due to mixing activity of soil-dwelling earthworms (BERNIER & PONGE, 1994 ; GROSSI & BRUN, 1995).

A simple analysis points out an obvious difference throughout all these areas : the litter type (TOUTAIN, 1987 ; GROSSI, 1991).

Two remarks can be made :

- the floristic groups associated with our three species are different in the three bioclimatic areas described. Some species like *Sorbus aria (L.) Crantz, Betula pendula Roth, Populus tremula L.* are more common in the internal Alps, and similarly in the external Alps *Tilia cordata Mill., Carpinus betulus L.* are more represented. These species show extremely different biodegradable and trophical

qualities (the amount of brown pigments and polyphenols are different) which explain the more or less rapid turn-over (one year for ash, two years for lime, from two to four years for birch or aspen (ELLENBERG, 1988 ; KRAPFENBAUER & GASCH, 1989).

• this finding is further supported by the fact that the damp season is shorter in the internal Alps, rapidly creating bad conditions for the soil fauna (FITTER & SANDERS, 1992) which enter into diapause until better conditions reappear. The short periods of wetness don't favour microbial activity which, it is well known, transforms the litter. In the external Alps, these phenomenon occur over a longer period, a high turn-over is observed and accumulation of litter is sparse.

Earthworms were sampled in all these areas but for the moment only the Maurienne case has been treated. The results show that in different hydropedological situations the Lumbricidae populations are different.

• In forest stages, under wet conditions, they are more numerous

• In dry plots, they prefer the fallow land where they are abundant.

DISCUSSION

Our hypothesis is that the commercially valuable deciduous trees appear and maintain themselves according to the three following models (FIG. 5).

- In the external Alps, the deciduous trees are distributed in the old forest (mature stages), and have been installed for a long time.

- On the contrary, in the intermediate Alps, the three species are grouped in the fallow land and have been more recently settled.

- In the internal Alps the ecological conditions restrict their development in space and time.

We must keep in mind that our aim is to explain the distribution of commercially valuable deciduous trees in the French Alps. That is why we introduce the results of two others sites. Recorded data in five different sites allow us to estimate the ages and to reconstitute the installation history of these species.

Five graphics are presented (FIG. 6). They show the stems distribution into the diameter categories for the planting type where the three species are more highly represented (fir, spruce woodlands for the Bauges, beech forest with spruce for Chablais, fallow land for Maurienne and Tarentaise, fragmented woodland for Briançonnais).

These diagrams show differences between the situations.

In the intermediate Alps : Maurienne, Tarentaise, stems are regrouped into low values (10-15 cm). Bauges values have a similar distribution but they are grouped into typical external Alps planting types (FIG. 3).

For the external Alps (Chablais), we can see a spreading of the values until 55 cm and a maximum near 15-20 cm

All the graphics (except the Chablais) depict the beginning of a ligneous colonisation process from some isolated seed producers (exponential phase). The Chablais values show natural regeneration process based on the distribution of mature trees distributed in the whole area.

Genetic variability could be discussed here. *Fraxinus* genus is extremely weak in the chloroplastic D.N.A. sequences. As GIELLY (1994) has shown throughout the Alps, the ecophysiological behaviour differences (established on the plots) are only phenotypic variations.

In fact, the different models could be better explained by a combination of landscape pattern and species behaviour.

CONCLUSIONS

Post-pioneer deciduous trees behave differently according to the bioclimatic situations of the French Alps

In the external Alps, they are distributed with low density, in relation with the climax species. In the intermediate Alps, the deciduous trees are well developed especially on the south-facing mountainsides, where the competition of resinous trees is weak ; the internal Alps stands are limited on wet situations where are excluded the scots pine.

This research shows that in some of the areas studied (Maurienne and Tarentaise valleys), the importance in the development of ash, sycamore maple and wild cherry is considerable. They're todays responsible for a closed landscape. It's now essential to value the development of these species. Failing the prevention of ligneous colonisation, this phenomenon must be managed and organised. Until yet, this research as generated some local actions for the valorisation of the ligneous biomass.

The scientific interest of these studies remain high. Postpionner forest stages are buffer stages between open fields and mature forests. More detailed description would ensure a better knowledge of the evolution of the vegetation structure, floristic composition and species behaviour along the dynamic stages (MILES, 1979).

REFERENCES

BERNIER, N. & PONGE, J.F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil. Biol. Biochem.* 26 (2) : 183-220

BOUCHÉ, M.B., 1972.– Lombriciens de France, écologie et systématique, *Annales de zoologie et écologie animale*, n° hors-série INRA publications 72 2 : 672 p.

BOZON, N. & GROSSI, J L., 1991. Processus d'enfrichement et successions végétales post-culturales en zone de montagne : approche pluridisciplinaire et pluriscalaire. Actes du XX° colloque phytosociologique, Bailleul :175-189

BRUN, J.J. & RAMEAU, J C., 1992. Évolution spontanée des terrains

agricoles abandonnés vers des formations boisées. *In* Les recherches en France sur les écosystèmes forestiers : actualités et perspectives Ministère de l'agriculture et de la forêt, DERF. G. Landmann Ed. 23-24.

CONNELL, J.H. & SLAYTER, R.O., 1977.– Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat*, 111 : 1119-1144.

ELLENBERG, H., 1988 – *Vegetation ecology of central Europe*. 4th edn Cambridge University Press, Cambridge.

FITTER, A.H. & SANDERS, I.R., 1992. - Interactions with the soil fauna. Mycorrhizal functioning : 333-354

FOURNIER, J., 1985.– *Contribution à l'étude des Alpes intermédiaires françaises : la moyenne Maurienne. Bioclimatologie, groupements végétaux forestiers et impacts humains*. Thèse de 3ème cycle, université de Grenoble I : 88 p

GIELLY, L., 1994.– *ADN chloroplastique et phylogénies intragénériques*. Thèse d'université Grenoble I :140 p.

GIELLY, L. & TABERLET, P., 1994.– Chloroplast DNA polymorphism at the intrageneric level : implications for the establishment of plant phylogenie. *Compte rendu de l'Académie des sciences* (sous presse).

GROSSI, J.L., 1991.– Biodynamique des humus et successions végétales postculturales en zone de montagne . étude synthétique du fonctionnement et du caractère bioindicateur de l'humus. DEA, université de Grenoble, CEMAGREF Grenoble :126 p.

GROSSI, J.L. & BRUN, J.J., 1995 – Inventory of earthworm communities according to different bio climatic situations in the Alps Interaction between plant communities- soil functioning- Lumbricid population. *Soil Biol. Biochem.* (à paraître)

HOUILLER, F. & RITTIÉ, D., 1992.– Éléments sur la ressource en feuillus precieux. *Rev. For Fr*, XLIV (n° spécial) : 13-19

Inventaire Forestier National, 1984.– Résultats du deuxième inventaire . départements de l'Isère, des Hautes-Alpes, de la Haute-Savoie, de la Savoie. Ministère de l'agriculture et de la foret, DERF

KRAPFENBAUER, A. & GASCH, J., 1989. - Der Waldbodenhumus als Zustandsweiser. *Osterreichische Forstzeitung* 3/1989 : 28-32

MEYER, D., 1981.– *La végétation des vallées de Vallouise, du Fournel et de la Biaysse (Pelvoux oriental - Hautes-Alpes) : analyse phyto sociologique et phytogéographique des étages collinéen, montagnard et subalpin*. Thèse de 3° cycle, université d'Aix-Marseille I : 176 p.

MILES, J., 1979.– *Vegetation dynamics*. Chapman and Hall, Outline studies in ecology, London : 80 p.

OBERLINKELS, M., CADEL, G., PAUTOU, G. & LACHET, B., 1990.– Zonation biogéographique des Alpes dauphinoises à partir de l'étude comparative des sapinières à *Abies alba* et des pessières à *Picea abies*. *Ann. Sci. For.* 47 : 461-481

OZENDA, P., 1983.– *The vegetation of the Alps*. Council of Europe, Nature and environment series n° 29 : 102 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson Paris : 342 p.

RAMEAU, J.C., MANSION, D. & DUMÉ, G. 1989.– Flore forestière française. Guide écologique illustré. Volume 1 : Plaines et collines. Institut pour le Développement Forestier - Ministère de l'Agriculture et de la Forêt (DERF, ENGREF) : 1785 p.

RAMEAU, J.C., MANSION, D. & DUMÉ, G., 1993.– Flore forestière française. Guide écologique illustré. Volume 2 - Montagnes. Institut pour le Développement Forestier- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (DERF, ENGREF) : 2421 p.

SHUGART, H.H., 1984.– *A theory of forest dynamics : the implications of forest succession models*. Springer New-York : 278 p.

TOUTAIN, F., 1987.– Les litières : sièges de systèmes interactifs et moteur de ces interactions. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 24 (3) : 231-242

VAN RUREMONDE, R.H.A.C. & KALKHOVEN, J.T.R., 1991.– Effects of woodlot isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of Vegetation Science*, 2 . 377-384

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

La déprise agro-pastorale, accentuée depuis le début du XX^{ème} siècle, entraîne la recolonisation des espaces abandonnés par des formations ligneuses. A l'étage montagnard, cette dynamique végétale favorise actuellement l'apparition de formations caducifoliées composées d'espèces dites « précieuses » : *Fraxinus excelsior L., Acer pseudoplatanus L., Prunus avium* L.

Le but de notre étude est d'établir et de comprendre la distribution des feuillus précieux dans les Alpes françaises en fonction des facteurs environnementaux (climatologie, géologie, géomorphologie) qui gouvernent leur répartition dans l'espace.

Nous avons choisi de travailler sur huit régions réparties sur l'ensemble des Alpes occidentales françaises. Parmi celles-ci, trois zones sont bien représentatives : les Bauges (Alpes externes), la Maurienne (Alpes intermédiaires) et le Briançonnais (Alpes internes). Notre méthode d'étude est basée sur l'analyse de données statistiques, phytoécologiques et pédobiologiques.

Nous avons utilisé des données statistiques de l'Inventaire Forestier National portant sur les différentes régions forestières. Nous avons d'abord étudié la répartition des trois espèces dans chaque zone d'après le nombre estimé de tiges, puis leur appartenance aux différents types de peuplements. Ces résultats sont ensuite pondérés par rapport aux surfaces boisées. Trois situations apparaissent : dans les Bauges (Alpes externes), le taux de boisement est élevé (59,1 %) et la surface boisée est occupée principalement par les hêtraies, sapinières et pessières. Les feuillus précieux sont présents dans pratiquement tous les stades forestiers et également dans tous les stades de la dynamique. Dans la vallée de la Maurienne (Alpes intermédiaires), le taux de boisement est plus faible (17,2 %), les feuillus précieux sont bien développés dans les accrus et ils couvrent de grandes surfaces sans être mélangés aux autres espèces. Enfin, le Briançonnais est caractérisé par une absence presque totale des feuillus (2,5 % de la surface boisée de production) ; le mercier en est complètement absent, le frêne et l'érable restent marginaux dans cette région.

Pour l'approche phytoécologique, nous avons effectué des relevés floristiques effectués dans les différents sites. Ceux-ci ont été comparés aux données de la littérature pour préciser la situation phytosociologique des trois espèces étudiées. Celles-ci connaissent un optimum dynamique (i) dans les Alpes intermédiaires, (2) dans les stades de transition des successions post-culturales. Les données IFN confirment ce résultat.

Dans le domaine pédobiologique, nous avons étudié l'humus, la litière et la faune du sol. L'importance du climat semble évidente aussi bien sur le type d'activité que sur la période durant laquelle elle se manifeste mais également sur la maturation (minéralisation et humification) des litières. Les lombriciens, qui ont fait l'objet d'une étude plus approfondie, permettent de valider ces affirmations.

Dans certaines régions étudiées (les vallées de la Maurienne et de la Tarentaise), le développement de ces espèces est considérable. Elles sont responsables de la fermeture du paysage à l'étage montagnard. Il est donc très important, dès à présent, d'évaluer leur extension. A défaut de prévenir la colonisation ligneuse, ce phénomène doit être connu et géré.

Ces stades forestiers présentent certes un intérêt commercial non négligeable, mais l'aspect scientifique n'en est pas moins primordial. La description et l'étude de ces peuplements de transition nous apporteront des éléments pour une meilleure connaissance de la dynamique végétale : structure de la végétation, composition floristique et espèces futures.

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 119-125

FORAGING AND TERRITORIAL BEHAVIOURS IN GREAT SPOTTED WOODPECKER *(DENDROCOPOS MAJOR)**

DOBROWOLSKI K.A. [1], HALBA R.[2], MARKIEWICZ D. [1], MARKIEWICZ K. [1] & SZCZEPANOWSKI R.[2]

[1] *Institute of Ecology, Polish Acad. Sc. 05-092 Łomianki, Poland*
[2] *Department of Ecology, Warsaw University, 00-927 Warsaw, Poland*

SUMMARY
(original scientific paper)

Feeding and territorial behaviours in Great Spotted Woodpecker were studied from 1987 to 1990 in a forest in northeastern Poland. Individual territories, breeding territories and individual numbers / 10 ha were recorded in extensive study area (1350 ha) during seasons. Detailed studies concerning both territorial and foraging behaviours were carried out in intensive study area (out 68.5 ha). Results allow to assess the amount of pine cones hammered by one bird for each year, and the amount of seeds eaten by one bird in autumn and in winter.

KEY WORDS : Great Spotted Woodpecker - Pine cones - Feeding behaviour - Individual and breeding territory.

RÉSUMÉ
(travail original)

COMPORTEMENT DE RECHERCHE DE NOURRITURE ET COMPORTEMENT TERRITORIAL CHEZ LE PIC ÉPEICHE (DENDROCOPOS MAJOR).
Le comportement alimentaire et le comportement territorial du Pic Epeiche ont été étudiés de 1987 à 1990 dans une forêt du nord-est de la Pologne. Des observations menées sur une grande superficie (1350 ha) ont permis de recenser les territoires individuels, les territoires de reproduction et d'estimer le nombre d'individus/10 ha suivant les saisons. Une étude plus detaillée a été réalisée sur une superficie maximale de 68.5 ha de façon à suivre à la fois les comportements territoriaux et les comportements de recherche de nourriture. Les résultats ont permis d'estimer la quantité de pommes de pin martelées par individu et par année, de même que la quantité de graines ingérées par individu en automne et en hiver.

MOTS CLÉS : Pic épeiche - Pommes de pin - Comportement alimentaire - Territoire individuel et de reproduction.

INTRODUCTION

Year round studies on territorial behaviour of great spotted woodpecker and on autumn and winter feeding on pine cones are usually discussed in the literature separately. However, combining the above aspects of biology of woodpeckers can throw a new light on the understanding of foraging behaviour and space use patterns of the species.

The Great Spotted Woodpecker is a resident species with well expressed territoriality both of individuals and pairs. In Poland single individuals keep their territories from August till March. In March and April breeding pairs establish their territories and keep them till June. In June and July single individuals disperse and start to establish new individual territories (RYCHLIK, 1970).

The species changes its diet seasonally: in winter it feeds on seeds of coniferous trees (mostly pine and spruce), in summer - mainly on insects (SKOCZYLAS, 1961 ; PYNNONEN, 1939 ; FIEDINSHIN & DOLBIK, 1967 ; SIMKIN, 1967 ; VIRKKUNEN, 1967 ; HOGSTOD, 1971, LESCOURRET & GENARD, 1986). The studies on population dynamics

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie , version finale reçue le 30 septembre 1994.

combined with evaluation of the amount of pine cones eaten by birds give the opportunity to conclude about the effect of the species on tree stands. It also can be helpful in answering the question about the possible effect of winter food availability on the density and size of individual territories.

STUDY AREA

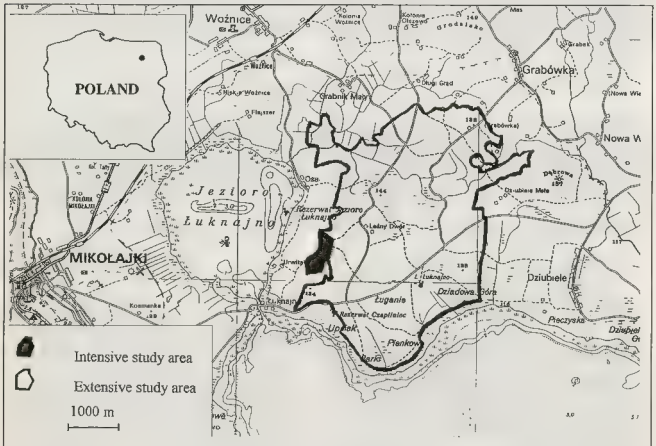
The studies were carried out in north-eastern part of Poland in the forest complex about 6 km distant from Mikołajki village. This region of Poland is strongly influenced by continental climate which is characterized by long and frosty winter, short early spring and markedly shorter vegetation period, as compared to the rest of the country.

The study areas were situated in the northern part of the Mazurski Landscape Park, between the Łuknajno and the Sniardwy lakes (see map). Coniferous forest stands predominated markedly : mixed coniferous forest covered as much as about 60 per cent of the total area of the landscape park, while fresh coniferous forest covered about 20 per cent of the area. The remaining 20 per cent of the park area was covered by oak wood, alder wood, marshy meadow, marshy coniferous forest and peat spruce forest (Polakowski, 1985). Overall, the study area was about 1350 ha in extent. For intensive and more detailed studies the small part of the study area was selected. It was 58.8 ha and 68.5 ha in years 1988/89 and 1989/90 respectively, and was covered with mixed forest stands. Pine trees (*Pinus silvestris*) of age 29-106 years predominated markedly and covered as much as 69.7 per cent of the area, while 20.9 per cent was covered by alder trees (*Alnus glutinosa*) of age 26-66 years. Nine species of shrubs and trees covered the remaining 9.4 per cent of the area.

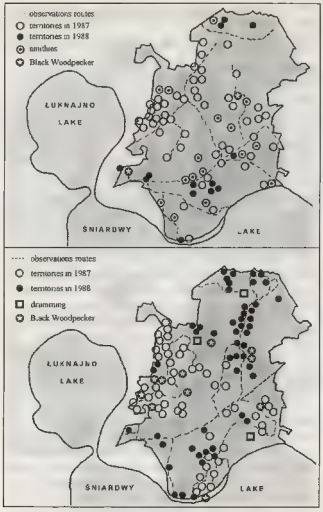
Additionally, in years 1987/88 and 1988/89 in order to carry out the detailed studies on feeding on pine cones by the woodpecker, another small study plot was established, containing single individual territory

METHODS

The extensive bird counts were carried out on the whole study area (1350 ha). They were carried out in the years 1987 and 1988 in winter, in early spring and in



Map.– Locations of research territory.
Zones géographiques étudiées.



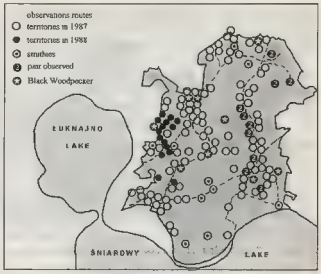


FIG. 1 A.– Individuals territories of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in winter (extensive study area)
Territoires individuels du Pic épeiche Dendrocopos major *en hiver (grande surface d'étude).*

FIG. 1 B.– Individuals territories of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in early spring (extensive study area).
Territoires individuels du Pic Epeiche Dendrocopos major *au printemps (grande surface d'étude).*

FIG. 1 C.– Breeding territories of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* (extensive study area).
Territoires de reproduction du Pic Epeiche Dendrocopos major *(grande surface d'étude).*

spring. The modified method of assessment lines (PIELOWSKI, 1961 ; SKOCZYLAS, 1961) was employed (a fine network of local roads was used for this purpose). All observed woodpecker individuals were sexed and localities in which they were met were indicated on the map. The sound simulation methods were also used: tape recorded voices as well as drumming imitations were employed. The results of several consecutive mappings were taken as a basis for calculations of the density of woodpeckers on the study area.

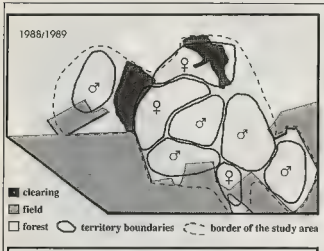
Territories, both of individuals and of breeding pairs, were mapped on selected small parts of the study area (see above). The method of observation of single individuals was employed (ODUM & KUENZLER, 1955 ; BLANK & ASCH 1955 ; SKOCZYLAS 1961). The method consists in tracking the woodpecker as long as possible and mapping the routes of individual movements as well as marking all meetings with other birds. The range of individual territory is calculated by mapping the marginal points in which the bird was recorded. Observations were carried out in two seasons, total observation time was as long as 312 hours.

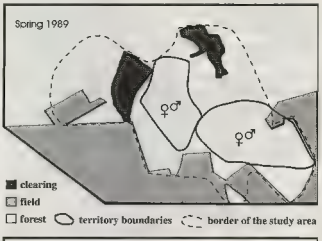
Additionally, in order to evaluate the extent to which woodpeckers use pine-cones as a food, the contents of each hammering spot were analysed. In each season all hammered out pine cones were counted several times and removed from hammering spots. A reasonably numerous, representative sample of already hammered out pine-cones were taken and all seeds remaining in were counted. At the same time, untouched pine-cones were collected from pine trees visited by woodpeckers in order to calculate the basic number of seeds in each cone.

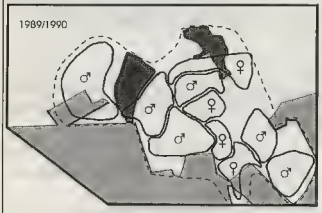
The caloric value of seeds was estimated with using a calorimetric bomb method.

The sustained observations of selected individuals were also carried out. The following observations were noted :

- the height of the feeding place on the tree,
- the part of the tree the woodpecker was feeding on,
- the species and age of the tree the woodpecker was feeding on,
- the time needed to hammer out the cone,
- the distance from which the cones were taken,







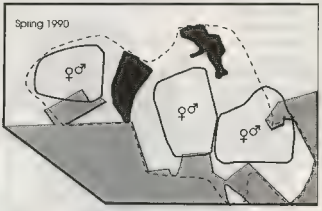


FIG. 2.– Individuals territories in autumn and winter (intensive study area).
Territoires individuels en automne et en hiver (petite surface d'étude).

FIG. 3.– Breeding territories (intensive study area).
Territoires de reproduction (petite surface d'étude).

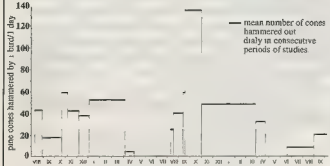


FIG. 4 – Pine cones as a food source for Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*
Les pommes de pin comme source de nourriture du Pic Epeiche Dendrocopos major

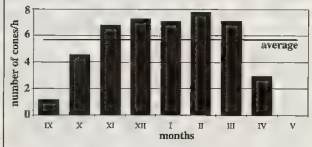


FIG. 5 – Average number of pine cones hammered by Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* during one hour.
Nombre moyen de pommes de pin martelées par le Pic Epeiche Dendrocopos major *en une heure.*

RESULTS AND DISCUSSION

DENSITY OF WOODPECKERS AND TERRITORY SIZE

The following species were observed: Black Woodpecker (*Dryocopus martius*), Green Woodpecker (*Picus viridis*), Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) (observed only once - in early spring), Middle Spotted Woodpecker (*Dendrocopos medius*), and Lesser Spotted Woodpecker (*Dendrocopos minor*). In this group only Great Spotted Woodpecker predominated markedly, while the remaining species were represented by single individuals only. Thus, for detailed studies we selected this species only. Population numbers were estimated by censusing and mapping in 1987 and 1988. Based on our observations (Fig. 1a, b, c) we estimated the number of individual territories on the whole study area at about 200 in winter, about 600 in early spring. The estimated number of pairs in spring was about 100, while the number of non-breeding birds was about 50.

The estimated number of individuals per 10 hectares was : 1.5 -1.9 in winter, 4.6-4.8 in early spring and 2.9-3.0 in spring. The male/female ratio changed seasonally and was: in winter 0.88, in early spring - 0.90 and in spring 1.23.

Wesołowski & Tomiałojc (1986) found the following densities of the Great Spotted Woodpecker in the Białowieża Forest : - in *Tilio-carpinetum* 0.7 pair (or 1.4 ind.) per 10 ha, in *Salicetum* 0.9 pair (or 1.8 ind.) per 10 ha , in *Pinion* - 0.4 pair (0.8 ind.) per 10 ha. Korolkowa (1963) reported the densities in *Quercetum* as 2.1 ind./10 ha (breeding season), 0.4 ind./10 ha (winter). Christen (1983) observed the following densities of Great Spotted Woodpecker per 10 ha: in a coniferous forest 0.7 pair (or 1.4 ind.) , in a deciduous forest 1.6 (or 3.2 ind.) and in a mixed forest 3 6 pairs (7.2 ind.). Jenni (1977) found 1.9 (or 3.8 ind) to 2.1 pairs (or 4.2 ind.) per 10 ha in forest growing on dry ground. Our data are within the limits reported by other authors.

Average individual territory in winter 1988/1989 was 5.4 ha (2.1-7.2 ha, n = 8 ind.) (Fig. 2), while in 1989/1990 it was 3.83 ha (n = 10 ind.). The sizes of territories varied from 1.8 to 7.4 ha (Fig. 2).

According to Rychlik (1979), in Kurpiowska Forest the size of individual territory varied from 3.6 ha to 12.6 ha (8.45 ha on average). According to Skoczylas (1961) the size winter territory varies in the Kampinos Forest from 3.5 to 6.0 ha (4.3 ha on average). The individual territories of great spotted woodpecker estimated in the present paper are smaller in comparison with those estimated by Rychlik (1979) in Kurpiowska Forest and do not differ in size from those estimated by Skoczylas (1961) in Kampinos Forest.

The sizes of territories of five breeding pairs we studied were: 12.6 and 9.6 ha in 1989 and 13.3, 9.9 and 7.4 ha in 1990 (Fig. 3). According to Rychlik (1979) the mean territory size is about 20.0 ha while according to Skoczylas (1961) -it is about 18.0 - 25.0 ha. The mean size of breeding pair territory estimated in the present paper is therefore considerably smaller than those estimated both in Kurpiowska and Kampinos Forests.

FEEDING BEHAVIOUR

On the ground of the results of two year observations carried out on one selected individual territory it was estimated that the Great Spotted Woodpecker starts to feed on pine cones in August and continues it until May next year (Fig. 4). Lescourret & Genard (1986) for Pyrenees Mts. reported that the feeding period on *Pinus uncita* starts in July-August and ends in March-April.

Feeding on seeds of pine and spruce (*Picea abies*) was observed by Eriksson (1971), who found a relationship between feeding on spruce seeds and their abundance but did not find the same in the case of pine

The results of the studies by Rychlik (1976) indicate, that as much as about 93 per cent of total yearly consumption of cones takes place in the period between September and March.

By observing individual birds, it has been found that they hammered 5.7 pine cones per hour, with peak in February (Fig. 5).

The number of hammered out pine cones differs in particular periods of a year. It was estimated that Great Spotted Woodpecker hammered out during winter and early spring 10 500 pine-cones on average in the 1987/1988 season while in the 1988/1989 season - 15 500 cones. Assuming the total population at about 200 individuals, leads to the conclusion that in the whole study area the woodpeckers hammered out about 2 100 000 pine cones in the 1987/88 season and 3 100 000 cones in 1988/1989 season.

The cones were taken from close vicinity - 11.48 m from hammering spot. As many as 9-23 hammering spots were found within one individual territory (15.8 on average). Within one individual territory Skoczylas (1961) found as many as 25-26 hammering spots while Zonow (1978)- only 3.8. Since average population numbers were estimated at about 200 woodpeckers (and each individual makes 16 hammering spots on average) - the whole study area can maintain as many as 3600 hammering spots. The Great Spotted Woodpecker selects only closed cones, often green ones ; therefore it speeds up markedly the matter cycling. This behaviour effects the increase of concentration of cones around the hammering spot, which is easy to observe in a young forest, where cones form heaps under hammering spots. This probably

TABLE I – The frequency of hammering spots using by *Dendrocopos major* in different parts of tree.

Fréquence des zones de martelage utilisées par Dendrocopos major *dans les différentes parties d'un arbre*

Site of hammering spots	*Pinus silvestris* Number of observations	%	*Alnus glutinosa* Number of observations	%
Stem and stem-branch	42	33.60	39	100
Branch	83	66.40	0	0
TOTAL	**125**	**100.00**	**39**	**100.00**

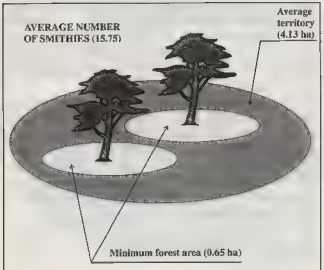


FIG. 6.– Comparison the average individual territory to the minimum forest area required by one individual of *Dendrocopos major.*
Comparaison entre le territoire individuel moyen et la surface forestière minimale nécessaire pour un individu de Dendrocopos major

makes higher the quality of forest bottom substrate.

The foraging behaviour of great spotted woodpecker was studied in detail on two selected study areas (58.8 and 68.5 ha).

There is the statistically significant correlation between the length of pine cone and the total time needed for hammering it [correlation coefficient r = 0.76. (n = 32)].

The comparison of the heights of hammering spots (above the ground level) and the heights of trees shows that the hammering spots are situated most often in the 0.7 of the tree height. The species of trees on which the hammering spots were observed are listed in Table I. There were most often *Pinus silvestris, Alnus glutinosa* and *Quercus robur.* To the above tree species belong as much as 87 per cent of the whole number of trees on which hammering spots were found. In this number coniferous trees predominated.

TABLE II – Species composition of trees which hammering spots were observed

Essences dans lesquelles les zones de martelage ont été observées.

Tree species	1988/89 Number of trees	%	1989/90 Number of trees	%
Pinus silvestris	70	55.56	79	57.25
Alnus glutinosa	23	18.25	24	17.39
Quercus robur	16	12.70	17	12.32
Betula sp.	6	4.76	6	4.35
Tilia platyphyllos	3	2.38	4	2.90
Picea excelsa	3	2.38	3	2.17
Salix sp.	3	2.38	3	2.17
Populus tremula	2	1.59	2	1.45
TOTAL	**126**	**100.00**	**138**	**100.00**
Coniferous trees %	57.96		59.42	
Deciduous trees %	42.06		40.58	

The position of each hammering spot on the tree was also observed (TAB. II). On pine trees the side branches were preferred as a place in which hammering spots were established while main tree stem and the much-branched stems were used not so frequently. In the case of alder trees all hammering spots were situated directly on the stem.

Based on a simple model of a circle , it has been calculated that one individual feeding on pine seeds requires a minimum forest area of about 0.65 ha (FIG. 6). The formula used was as follows :

$$MFA = \pi r^2 \times T$$

where: MFA is the minimum forest area, r represents the mean distance from which cones are carried to the smithy, and T is the mean number of trees with smithies per one territory. This minimum area size was about one-sixth of the mean individual territory. It is known (KOCIECKI & ZDANOWSKI 1991 eds) that one ha of forest produces from 100 to 500 kg of pine cones (300 kg on average), depending on the age, density, etc., of tree stand. As there are about 250 fresh cones in one kg, the mean cone production is 75 000 cones per ha. As the mean territory size was 4.1 ha (the forested part of territory only), it can be assumed that 307 500 cones were produced there. This implies that one woodpecker can hammer 4.8 % of the pine produced within its territory. But since territories occupied 69.8 % of the forest area, it gives about 0.7 ha per ha of the forest area, and reduces the number of hammered cones in the area occupied by woodpeckers to about 3.4 %.

It was calculated that pine cone in good condition contains 27 seeds on average (n = 946). The mean weight of one seed is about 0.0060 g. It gives the total weight of

seeds in a cone as high as about 0.162 g. The Great Spotted Woodpecker consumes on average no more than 20 seeds from each cone, which is 0.12 g. The calorie value of a pine seed was also calculated, and it was 69.1 J/mg. It was calculated that in autumn and winter one individual each day hammers out about 50 pine cones and gets about 6 g of seeds. The caloric value of all seeds eaten each day is therefore about 415 kJ (99 kcal). In winter the value of Basic Metabolic Rate (BMR) of great spotted woodpecker is about 90 kJ = (21.5 kcal)/day/ individual (GAVRILOV in : PINOWSKI & KENDEIGH eds, 1977).

Therefore, one individual consumed in the 1987/1988 season as much as about 1.26 kg of pine seeds, while it in the 1988/1989 - 1.86 kg.

CONCLUSIONS

The numbers of Great Spotted Woodpeckers differed in successive seasons. On studied area (1350 ha) in the winter there were found about 200 individual territories, in spring about 600 individuals, and in breeding season about 100 territories of pairs as well as 50 non-breeding individuals.

The studies carried out on smaller areas showed that average individual territory in winter 1988/1989 was 5.4 ha (2.1-7.2 ha, n = 8 ind.), while in 1989/1990 it was 3 83 ha (n = 10 ind.). The territories of breeding pairs (there were examined five of them in two seasons) had the following sizes: in 1989 - 12.6 and 9.6 ha, and in 1990 - 13.3, 9.9 and 7 4 ha. The hammering spots were located on trees of eight species, mainly of *Pinus silvestris, Alnus glutinosa and Quercus robur*

With respect to *Pinus silvestris* the woodpeckers used mostly the hammering spots placed on side branches, while with respect to *Alnus glutinosa* all hammering spots were placed at the stem.

The woodpecker individual hammers in average about 50 cones out a day and gets about 6 g of seeds.

It was calculated that in winter one individual needs only about 0.65 ha of forest to supply the needed amount of cone food

The caloric value of all seeds eaten each day is therefore about 415 kJ.

One individual consumed in the 1987/88 season as much as about 1.26 kg of pine seeds, while it in the 1988/89 - 1.86 kg.

REFERENCES

BLANK T. M. & ASCH J. S., 1955.– The concept of territory in the partridge (*Perdix perdix* L.). *Ibis*, 98 : 379-389

CHRISTEN W., 1983.– Brutvogelbestände in Waldern unterschiedlicher Baumarten - und Altersklassenzusammensetzung. *Orn. Beob.*, 80 : 281 291

ERIKSSON K., 1971 – Irruption and wintering ecology of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. *Ornis Fenn*, 48 . 69-76

FIEDINSHIN A W. & DOLBIK M.S., 1967.– Ptcy Belorus. Minsk : 520 p.

HOGSTOD O., 1971.– Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour of *Picoides tridactylus* and three *Dendrocopos* species. *Ibis*, 120 : 198-203

JENNI L., 1977 – Zur Bestandesentwicklung und Biotopwahl von Mittelspecht und Buntspecht, *Dendrocopos medius* und *major*, im Allschwilerwald bei Basel. *Orn. Beob.*, 74 : 62-70

KOCIECKI S. & ZDANOWSKI A., Eds, 1991. Mala Encyklopedia Lesna. PWN, Warszawa : 638 p

KOROLKOWA G E., 1963. Wlijanie ptic na czislhennost wrjednych nasekomych Moskwa : 126 p

LESCOURRET F. & GENARD M., 1986 – Consumption of seeds of mountain pine (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) before their dissemination by small vertebrates in the Eastern Pyrenees. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 41 : 219 236.

ODUM E. P. & KUENZLER J., 1955 – Measurement of territory and home range size in birds. *Auk*, 72 : 128-138.

PIELOWSKI Z., 1961.– Über die Vertikalverteilung der Vögel in einem *Pineto-Quercetum* Biotop. *Ekol. Pol. A*, 9 1-23

PINOWSKI J. & KENDEIGH S C. Eds, 1977.– *Granivorous birds in ecosystems*,. Cambridge University Press, Cambridge : 431 p

POLAKOWSKI B., 1985.– *Mazurski Park Krajobrazowy*. LSW. Warszawa : 350 p.

PYNNÓNEN A., 1939 – Beitrage zur kenntnis der Biologie finnischer Specht e. *I. Ann. Zool. Soc Vanamo*, 7 : 1-171

RYCHLIK B., 1976.– *Terytorializm oraz odzywianie sie pokarmem roslinnym w cyklu rocznym dzieciola psirego duzego* (Dryobates major L.) *w borze sosnowym*. M.Sc. thesis. Department of Ecology Warsaw University

RYCHLIK B., 1979.– Terytorializm dzieciola duzego, *Dendrocopos major* (L.) w borze sosnowym. *Acia orn.*, 16 : 1-13.

SIMKIN G. H., 1967.– O territorialnom t tokowom powedeniu bolszowo pestrowo djatla. *Ornitologya*, 12 : 149-159

SKOCZYLAS R., 1961.– Dynamika liczebnosci, rozmieszczenie pionowe i zachowanie terytorialne dzieciola psirego duzego (*Dryobates major* L.) w borze sosnowym. *Ekol. Pol. A*, 9 : 229-243

VIRKKUNEN J., 1967.– Ethological observations on wintering woodpeckers, with special reference on the interactions between different species. *Ornis Fenn*, 44 : 73-77.

WESOLOWSKI T. & TOMIALOJC L., 1986.– The breeding ecology of woodpeckers, in a primaeval forest - preliminary data. *Acta orn.*, 22 : 1-21

ZONOW G.B., 1978. Zimnieje pitanie liesnych ptic Juznogo Predbajkalia. In : KOZOW O. M. & SKRJABIN N.G. (eds), *Rol ptic w biocenozach Wostocznoj Sibiri, Irk. Gosud.* Uniw Irkutsk : 168-182

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

La consommation de pommes de pin par le Pic Epeiche en automne et en hiver ainsi que le comportement territorial de l'espèce au cours du cycle annuel ont été étudiés. Des observations ont été menées de 1987 à 1990 dans un complexe forestier d'une surface d'environ 1350 ha, dans le Mazury lake District (nord est de la Pologne). Environ 200 territoires individuels ont été recensés en hiver et 600 au printemps. Durant la période de reproduction, environ 100 territoires de reproduction ont été recensés ainsi que 50 individus non reproducteurs. La densité des individus a varié selon les saisons et les années, de 1.5 à 1.9 ind. /10 ha en hiver, 4 6 à 4 8 ind /10 ha au printemps et 2 9 à 3.0 ind. / 10 ha pendant la saison de reproduction. Des études détaillées du comportement territorial et du comportement de recherche de nourriture ont été menées sur 58.8 ha en 1988/89 et 68.5 ha en 1989/90. La surface moyenne du territoire individuel en hiver a été estimée respectivement à 5 40 et 3 83 ha. Pour les territoires de reproduction, la surface a été de 12.55 et 9 60 ha (1988/89) and 13.28, 9 9 7.4 ha (1989/90).

Le Pic Epeiche a consommé des pommes de pin d'août à mai. Un individu a martelé plus de 10 500 pommes de pin de 1987 à 1988 et 15 500 de 1988 à 1989. Pour la totalité de la surface d'étude, les Pics Epeiches ont martelé plus 2 100 000 pommes de pin de 1987 à 1988 et 3 100 000 de 1988 à 1989 En automne et en hiver, un individu a martelé plus de 50 pommes de pin et a ingéré quotidiennement près de 6 g de graines, soit 415 kJ (99 kcal).

Ecologie, t. 25 (2) 1994 : 127-132

OCCURRENCE OF PREDATORY ARTHROPODS IN WINTER WHEAT AND IN THE FIELD EDGE*

József Kiss, Ferenc Kadar[1], István Toth, Erzsébet Kozma & Ferenc Toth

[1]Plant Protection Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest, Hungary.
Gödöllö University of Agricultural Sciences, Department of Plant Protection, Godollò, Hungary.

SUMMARY
(original scientific paper)

Uncultivated areas (forest residues, hedgerows, field edges) seem to be important in Hungarian agroecosystems since the landscape - as a consequence of the large scale farming - is less of a mosaic type. Surveys were conducted in Northern Hungary in a winter wheat field and in the field edge from late April until early July 1992. Pitfall traps, sweeping and individual plant examination were used for collecting pests and predators. Individual density of predators (Carabidae, Araneae, Staphylinidae), *species of carabids and their distribution through habitats are given and discussed.*

KEY WORDS : Winter wheat - Field edge - Predators - Carabids - Distribution.

RÉSUMÉ
(travail original)

De la présence d'arthropodes prédateurs dans un champ de blé d'hiver et en lisière du champ
Les surfaces non cultivées (ilots forestiers, haies, lisière des champs) semblent jouer un rôle important dans les agroécosystèmes hongrois depuis que le paysage, du fait des cultures à grande échelle, a été réduit à une mosaïque. Des études ont été menées dans le nord de la Hongrie dans un champ de blé d'hiver et dans la lisière du champ, de fin avril à début juillet 1992. Les arthropodes prédateurs ont été capturés à l aide de pots-pièges, de la technique du balayage et par des prélèvements sur les plants. Les effectifs de prédateurs (Carabidae, Araneae, Staphylinidae), les espèces de Carabidae et leur distribution sont présentées et discutées.

MOTS CLÉS : Blé d'hiver - Prédateurs - Lisière de champ - Carabidae - Distribution.

INTRODUCTION

70 % of the total Hungarian territory is used for agricultural purposes (arable land, gardens, orchards, vineyards, grasslands) and almost 50 % is arable land. One of the most common cultivated plant is winter wheat which covers 25 % of the arable land surface. Thus winter wheat fields must be considered as dominating habitats on the basis of their coverage from general species management point of view. On the other hand the Integrated Pest Management still needs further details on natural regulating mechanisms, on the activity and maintenance of predatory arthropods occurring in plant stands.

The significance of predatory arthropods in agrarian biotops has already been pointed out many years ago (Scherney, 1955). Numerous study reported on distribution and occurrence of carabids, staphylinids and spiders in arable land from different countries (Basedow *et al.*, 1976; Pietraszko & de Clercq, 1980; Sunderland & Vickerman, 1980; Chambon, 1982a,b). In recent years the landscape structure and distribution of insects (eg. carabids) has also became a key question (Burel, 1989, 1992). Much of the research work was focused on the interaction of field edges and fields in recent years (Doane, 1981; Felkl, 1988; Desender *et al.*, 1989; Welling, 1990; Kromp & Steinberger, 1992). These studies confirmed the contribution of field edges to the diversity of arthropod communities in fields and to the increase of landscape diversity. From arable fields carabids were reported by Thiele (1977), Luff (1987) and

*Présenté au Congrès Européen d'Ecologie ; version finale reçue le 30 septembre 1994.

in Hungary by LÖVEI (1984), by HORVATOVICH & SZARUKAN (1986). In winter wheat stands, however, little data is available from the above predators from Hungary. In our study we aimed to get data on predators and pests in winter wheat and on the importance of field and field edge as habitats for beneficial arthropods, especially for carabids.

MATERIAL AND METHODS

The large scale farming in Hungary offered special conditions to study arthropods and the effect of field edge on large fields, sized eventually to more than 100 hectares. Field surveys were conducted in 1992 in winter wheat and in the field edge which included sampling of predators and the main pests of winter wheat. In a recent report we give details on predators.

The study area was located in Northern Hungary about 40 km East from Budapest in the vicinity of village Kartal. The winter wheat field size was 131 hectares, surrounded by alfalfa and other winter wheat stands. On one side of the field there was a Seed Company with storage buildings on concrete ground. The field was separated from the above place by a 2-3 m wide weedy edge than by a 4-5 m open strip and further by 20 m wide open concrete place. Thus we could exclude the effect of neighbouring plant stand from this direction this way. The edge was almost undisturbed and consisted of herbaceous undergrowth with grasses and numerous flowering dicotyledonous plants (for major plants see later in discussion).

15 pitfall traps (diameter 95 mm; height 90 mm) were operated in 3 sampling sites. Five pitfall traps were placed 5 m apart from each other in the field edge, 5-5 other traps in the field 30 m and 250 m from the edge (All traps in the field were at least 250 m from other edges). Pitfall traps containing 2 % solution of formalin were operated from late April until early July (harvest time of winter wheat) and emptied weekly. Additional surveys (sweeping and individual plant examination) for arthropods including pests were conducted. Individual number of carabids, spiders (incl. *Opiliones*), and staphylinids, their abundance (average individual number per trap per week, that depends on their activity but is considered to be in correlation with density, (see BOOU & NOORLANDER, 1992) as well as individual number of carabid species (with more than 1 % dominance during the survey) in different sampling sites were used to analyze data. Data were analysed by using Correspondence Analysis (PODANI, 1988) to make ordination and by t-test to compare of mean numbers of individuals collected from 6 May until 4 July to establish the significance of differences between sampling sites.

TABLE I.– Abundance of main arthropods predators (average number of individual ± SD, per 5 traps per week) in winter wheat field and in the field edge. * values are significantly different at $P < 0.05$ level

*Abondance des principaux groupes d'arthropodes prédateurs dans un champ de blé d'hiver et dans la lisière du champ (moyenne des individus ± SD / 5 pièges / semaine; *: significativement différent pour $p < 0.05$).*

	30 m	250 m	Average±SE
Carabidae			
edge	ns	*	16.96±1.75
30 m	-	ns	13.60±1.51
250 m	-	-	11.38±1.36
Araneae			
edge	*	ns	21.44±1.43
30 m	-	ns	15.12±0.99
250 m	-	-	18.32±1.46
Staphylinidae			
edge	ns	ns	5.34±0.79
30 m	-	ns	4.00±0.79
250 m	-	-	3.46±0.56

RESULTS

Main predatory arthropods sampled by 15 pitfall traps were carabids, spiders and staphylinids, although individuals of other taxa such as *Cantharidae, Syrphidae, Coccinellidae* were also found in the traps in smaller numbers.

The total individual number were 2219 for carabids, 2997 for spiders and 685 for staphylinids. Abundance of predators are in Table I. Although individual number of predators were decreasing when going deeper into the field, significant differences were found only between edge and 250 m for carabids as well as for edge and 30 m for spiders for the whole survey period.

From the total 53 carabid species (see Appendix) 7 species (including the pest *Zabrus tenebrioides*) were found only in the field but in a very small number (7 individuals). All other species were also collected in the edge. Diverse species spectrum with dominance of *Amara* species (eg. *A. anenea*, *A. familiaris*, *A. similata*), *Harpalus* species (eg. *H. distinguendus*, *H. tardus*) and *Brachinus* species (eg. *B. explodens*) was observed in field edge, where the following dicotyledonous plants were present beside grasses (*Bromus* spp. as dominant grass): *Capsella bursa-pastoris*, *Melandrium album*, *Sonchus oleraceus*, *Taraxacum officinale*, *Cirsium arvense*, *Daucus carota*, *Artemisia vulgaris*, *Matricaria maritima*, *Stellaria media*, *Sinapis arvense*, *Lepidium draba*, *Achillea spp.*, *Carduus spp.*, *Lamium spp.*, *Rumex spp.*).

Regarding the influence of the field edge, a decreasing species number was observed for carabids going deeper into the field. Species number of carabids for the field edge was 46 while these values for 30 m and 250 m in the field were 29 and 21.

Comparison of catches (based on data of most abundant

ground beetles) in the field edge, 30 m and 250 m in the field strongly shows the differences in habitat preference of ground beetles for the above habitats (Tab. II.).

Ordination of 15 species and 3 sampling sites shows also the above differences based on scores in relation to 1-2 axes (Fig. 1). Two main groups (such as «Margin» group and «Field» group) could be separated. To the «Margin» group belong species, where the average abundance values in the edge (individuals/5 traps/11 weeks) are significantly higher ($p < 0.05$; $df = 10$; $t > 2.3$) than those values of 30 m or 250 m (eg. *H. tardus*, *H. azureus*).

The « Field » group could be separated into three parts based on the average abundance of species (such as F1; F2 and F3). The F1 part refers to species where catches were significantly higher ($p < 0.05$) at 250 m (and possibly at 30 m too) than in the edge (*Calosoma auropunctatum*, *Bembidion properans*). To the F2 parts belong species where there were no significant differences in catches of sampling sites (*H. rufipes*, *P. cupreus*). The F3 part indicates remaining species (eg. *P. sericeus*, *Tr. quadristriatus*).

Table II.– Individual number carabid species (above 1% of dominance during the survey; mean ± SD/5 traps/week) from different sampling sites. *values are significantly different at $P < 0.05$ level
*Nombre d'individus des principales espèces de Carabidae présentes dans les différentes zones d'échantillonnage (> 1 % de dominance pendant l'étude ; moyenne des individus ± SE / 5 pièges / semaine ; *- significativement différent pour $p < 0.05$).*

Species	Field edge (m)	in the winter wheat field from the edge 30 m	250 m	level of significance
1. Amara similata	2.45±3.01	0.09±0.30	0.18±0.40	m-30 * m-250 * 30-250 ns
2. Bembidion properans	1.27±0.79	4.91±6.69	8.91±8.14	m-30 ns m-250 * 30-250 ns
3. Brachinus crepitans	4.55±5.01	0.55±0.52	0	m-30 * m-250 - 30-250
4. Br. explodens	3.18±3.09	0.27±0.47	0.09±0.30	m-30 * m-250 * 30-250 ns
5. Calosoma auropunctatum	0.82±1.25	0.73±0.79	3.00±2.45	m-30 ns m-250 * 30-250 *
6. Harpalus azureus	3.55±3.80	0.27±0.47	0.09±0.30	m-30 * m-250 * 30-250 ns
7. H. distinguendus	16.09±14.15	3.00±2.37	0.82±1.47	m-30 * m-250 * 30-250 *
8. H. rufipes	6.36±7.12	7.27±10.34	5.73±7.51	m-30 ns m-250 ns 30-250 ns
9. H. serripes	2.00±3.52	0.09±0.30	0.09±0.30	m-30 * m-250 * 30-250 ns
10. H. tardus	8.45±8.09	0.18±0.40	0	m-30 * m-250 - 30-250
11. Microlestes minutulus	0.09±0.30	6.82±10.82	2.64±1.69	m-30 * m-250 * 30-250 ns
12. Platynus dorsalis	3.27±3.26	8.91±5.36	10.82±8.85	m-30 * m-250 * 30-250 ns
13. Poecilus cupreus	7.55±7.76	14.18±26.84	2.36±2.80	m-30 ns m-250 ns 30-250 ns
14. P. sericeus	6.82±4.56	12.45±6.89	10.64±8.24	m-30 * m-250 ns 30-250 ns
15. Trechus quadristriatus	2.91±2.30	0.55±0.82	6.27±8.76	m-30 * m-250 ns 30-250 *

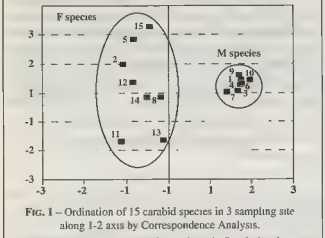


FIG. 1 – Ordination of 15 carabid species in 3 sampling site along 1-2 axis by Correspondence Analysis.

Ordination des 15 principales espèces de Carabidae des trois zones d'échantillonnage selon les axes 1-2 de l'analyse des correspondances

DISCUSSION

Species number of carabids are in accordance with the results of other survey in arable fields in Hungary (VECSEI 1992). Individual number of predators in cultivated plant stands may highly vary depending on management type (BOOIJ & NOORLANDER, 1992) and there are also yearly fluctuations of species concerned.

In a similar surveys conducted in winter wheat (DOANE, 1981) also a higher species number and diversity value was found for the field edge. High field edge activity was shown by *Amara* and *Harpalus* species (« Margin » species). For the adults and larvae of above species the plants listed might serve on one hand as food sources. These species are known having a strong phytophagous inclination too (for *Harpalus* species see ZETTO-BRANDMAYR, 1990; BERTRANDI & ZETTO-BRANDMAYR, 1991). On the other hand phytophagous insects on the edge might serve as prey for predators (Two spotted spider mite, cicadellids and bugs were feeding in high number on plants in the edge). Many of the above carabid species appear to be potentially efficient predator, as demonstrated for *A. aenea* by QUINN & HOWER (1987). Our findings on field edge activity of *Amara* species is equivalent to those of PAUER (1975), where dispersal zone of *A. similata* and other *Amara* species was the weedy field edge between two neighbouring fields examined.

Carabids belonging to «Field» group (F1; F2 ; and F3) are common species of agricultural fields (LÖVEI & SAROSPATAKI, 1990), thus those of winter wheat fields too (PUCHKOV, 1990). Our traps however did collect some individuals of such species as *Anisodactylus signatus* (HORVATOVICH & SZARUKAN, 1986) or *Pterostychus melanarius* (HANCE *et al.*, 1990) that are known being dominant in winter wheat which indicates that not the winter wheat itself plays a determining role in presence of a species. Member of these groups (F1; F2; and F3) have a stronger zoophagous character. Some species (eg. *B. properans*) were examined parallel with their most important food sources (POLLET & DESENDER, 1987) or their actual preys were identified. Predation of aphids were established among others for *P. cupreus*; *Pl. dorsalis*; *Tr. quadristriatus* and for *H. rufipes* (CHIVERTON, 1987). Separation of « Field » group might indicate the more or less importance of field edge for these species.

Although some species from the above group seems to prefer different habitats, but dominant species of winter wheat must have greater effect on pest level of winter wheat. Presence of individuals of « Field » species might depend on their overwintering and reproduction strategies too. The importance of field boundary or adjacent habitat or the surroundings were demonstrated for *H. rufipes* and *P. cupreus* (WALLIN, 1985), for *B. properans* and *Pl. dorsalis* (DESENDER & ALDERWEILERDT, 1988), for *Pl. dorsalis* (HANCE *et al.*, 1990). The above gives explanation for the differences in catches or even for the equal distribution between catches in habitats.

Although narrow edges are less suitable for linking biotops (WELLING, 1990), they are important at least as temporary habitats (KROMP & STEINBERGER, 1992). Our results for species diversity of carabids and similarity values that also refer the importance of field edges from general species conservation point of view (KISS *et al.*, 1993).

CONCLUSIONS

Our results shows both field edge and field are important in management of species at landscape level. The winter wheat as habitat seems to stimulate for predation and thus is adventageous for mass reproduction of some species, such as *P. cupreus*.

The field edge plays an important role in time distribution, in overwintering and in reproduction strategy of some species.

Beside the growing period of winter wheat a whole year and longterm survey is needed.

REFERENCES

BASEDOW, Th , BORG, A., DE CLERCQ, R , NIJVELDT, W. & SCHERNEY, F, 1976 – Untersuchungen uber das Vorkommen der Laufkafer (Col. : Carabidae) auf europaischen Getreidefeldern. *Entomophaga*, 21 : 59 72.

BERTRANDI, F. & ZETTO BRANDMAYR, T., 1991.– Osservazioni sulla dieta e cenni sulla bionomia del genere *Harpalus* LATREILLE (Coleoptera, Carabidae) *Ber. nat -med. Verein Innsbruck*, 78 : 145-155.

BOOIJ, C.J.H. & NOORLANDER, J., 1992 – Farming systems and

insect predators. *Agric. Ecosystems Environ* , 40 : 125-135
BUREL, F., 1989 – Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology*, 2 : 215-226.
BUREL, F., 1992.– Effect of landscape structure and dynamics on species diversity in hedgerow networks. *Landscape Ecology*, 6 : 161-174
CHAMBON, J.P., 1982a.– Recherces sur les biocénoses céréalières I Incidence á long terme des rotations maïs-blé sur les niveaux des populations d'insectes ravageurs. *Agronomie*, 2 : 373-378
CHAMBON, J.P., 1982b.– Recherces sur les biocénoses céréalières II. Incidence des interventions insecticides sur les composants de l'entomofaune. *Agronomie*, 2 : 405-416
CHIVERTON, P.A., 1987.– Predation of *Rhopalosiphum padi* (Hom. , Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids' pre-peak period in spring barley *Ann. Appl. Biol.*, 111 : 257-269
DESENDER, K. & ALDERWEIRELDT, M., 1988 – Population dynamics of adult and larval Carabid beetles in a maize field and its boundary. *J. Appl. Ent.*, 106 · 13-19.
DESENDER, K., ALDERWEIRELDT, M. & POLLET, M., 1989.– Field edges and their importance for polyphagous predatory arthropods. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 54(3a) : 823-833.
DOANE, J.F., 1981.– Seasonal captures and diversity of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in a wheat field and its grassy borders in Central Saskatchewan. *Quaest. Ent.*, 17 · 211-233.
FELKL, G., 1988 – Erste Untersuchungen über die Abundanz von epigäischen Raubarthropoden, Getreideblattläusen und stenophagen Blattlausparadatoren in herbizidfreien Winterweizen-Ackerrandstreifen in Hessen *Gesunde Pflanzen*, 40 : 483-491.
HANCE, Th., GRÉGORIE-WIBO, C. & LEBRUN, Ph , 1990.– Agriculture and ground beetles populations : The consequences of crop types and surrounding habitats on activity and species composition. *Pedobiologia*, 34 : 337-346.
HORVATOVICH, S. & SZARUKÁN, I., 1986.– Faunal investigations of ground beetles (Carabidae) in the arable soils of Hungary. *Acta Agronomica Hung.*, 35 : 107 123.
KISS, J., KÁDÁR, F., KOZMA, E. & TÓTH, I , 1993.– Importance of various habitats in agricultural landscape related to integrated pest management a preliminary study. *Landscape and Urban Planning*., 27 : 191-198
KROMP, B & STEINBERGER, K.H , 1992.– Grassy field edges and arthropod diversity : a case study on ground beetles and spiders in eastern Austria (Coleoptera : Carabidae; Arachnidae Aranei, Opiliones). *Agric. Ecosystems Environ.*, 40 : 71-93.
LÖVEI, G.L., 1984.– Ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in two types of maize fields in Hungary. *Pedobiologia*, 26 : 57-64.
LÖVEI, G.L. & SÁROSPATAKI, M., 1990.– Carabid Beetles in Agricultural Fields in Eastern Europe. *In* : STORK, N.E. (ed), *The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*. Intercept Ltd. Andover : 87-95
LUFF, M.L., 1987 – Biology of Polyphagous Ground Beetles in Agriculture. *Agric. Zool. Rev* , 2 : 237-278
PAUER, R., 1975.– Zur Ausbretung der Carabiden in der Agrarlandschaft, unter besonderer Berücksichtigung der Grenzbereiche verschiedener Feldkulturen. *Z. angew. Zool.*, 62 · 457-489
PIETRASZKO, R. & DE CLERCK, R., 1980.– Etude de la population d'arthropodes épigés dans les cultures agricoles au cours de la période 1974-1978. *Rev. Agric.*, 33 : 719-732.
PODANI, J., 1988 · Syn-Tax III. User's Manual. *Abstracta Botanica*, 12(Suppl. I) . 1-183.
POLLET, M & DESENDER, K , 1987.– The consequences of different life histories in ground beetles for their feeding ecology and impact on other pasture arthropods. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 52(2a) : 179-190
PUCHKOV, A.V , 1990 – Coleoptera of the wheat-fields in the southwestern steppe zone of the European part of the USSR. *Rev. Entomol. URSS*, 69 : 538-549. (In Russian).
QUINN, M.A. & HOWER, A.A., 1987.– Predation of eggs of *Sitona hispidulus* (Col., Curculonidae) in alfalfa. *Entomophaga*, 32 : 3 8.
SCHERNEY, F., 1955. · Untersuchungen über Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung räubersch lebender Käfer in Feldkulturen. *Z. Pflanzenbau Pflanzenschutz*, 2 : 49-73.
SUNDERLAND, K.D. & VICKERMAN, G P , 1980.– Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid densities in cereal fields. *J. Appl. Ecol.*, 17 : 389-396
THIELE, H.-U., 1977 – *Carabid beetles in their environments* Springer Verlag Berlin : 369 p
VECSEI, T., 1992.– *Investigation on aphids and their predators in maize* Univ dipl. Thesis Gödöllö Agric. Univ. · 74 p. (in Hungarian).
WALLIN, H., 1985 – Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats. *Pedobiologia*, 28 : 19-34
WELLING, M., 1990 – *Förderung von Nutzinsekten, insbesondere Carabidae, durch Feldreine und herbizidfreie Ackerander und Auswirkungen auf den Blattlausbefall im Winterweizen*. Doct. Thesis. J Gutenberg Univ. Mainz : 160 p
ZETTO BRANDMAYR, T., 1990 – Spermophagous (Seed-eating) Ground beetles : First Comparison of the Diet and Ecology of the Harpaline Genera *Harpalus* and *Ophonus* (Col., Carabidae). *In* . STORK, N.E. (ed), *The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*. Intercept Ltd Andover : 307-316

Appendix – List of carabid species sampled in winter wheat field and in the field edge.
Liste des espèces de Carabidae capturées dans le champ de blé d'hiver et dans la lisière du champ.

Acupalpus interstitialis (Reitter)
A. meridianus (Linnaeus)
Amara aenea (De Geer)
A. anthobia (Villa et Villa)
A. consularis (Duftschmid)
A. convexior (Stephens)
A. familiaris (Duftschmid)
A. ingenua (Duftschmid)
A. ovata (Fabricius)
A. similata (Gyllenhal)
Anisodactylus signatus (Panzer)
Asaphidion flavipes (Linnaeus)
Badister bullatus (Schrank)
Bembidion lampros (Herbst)
B. properans (Stephens)
Brachinus crepitans (Linnaeus)
Br. explodens (Duftschmid)
Calathus ambiguus (Paykull)
C. ochropterus (Duftschmid)
Calosoma auropunctatum (Herbst)
Chlaenius spp.
Clivina collaris (Herbst)
Harpalus affinis (Schrank)
H. azureus (Fabricius)
H. distinguendus (Duftschmid)
H. picipennus (Duftschmid)
H. rubripes (Duftschmid)
H. rufibarbis (Fabricius)
H. rufipes (De Geer)
H. serripes (Quensel)
H. tardus (Panzer)
H. zabroides (Dejean)
Harpalus spp. (3 species)
Laemostenus terricola (Herbst)
Leba chlorocephala (Hoffmann)
Leistus ferrugineus (Linnaeus)
Microlestes minutulus (Goeze)
Platynus dorsalis (Pontoppidan)
Poecilus cupreus (Linnaeus)
P. punctulatus (Schaller)
P. sericeus Fischer
Pterostichus leonisi (Apfelbeck)
Pt. macer (Marsham)
Pt. melanarius (Illiger)
Stomis pumicatus (Panzer)
Syntomus obscuroguttatus (Duftschmid)
S. pallipes (Dejean)
S. truncatellus (Linnaeus)
Trechus quadristriatus (Schrank)
Zabrus tenebrioides (Goeze)

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les surfaces non cultivées situées à la périphérie des champs cultivés (îlots forestiers, haies, lisière des champs) jouent un rôle important dans la formation de la diversité du paysage et dans la protection intégrée des plantes. Ceci semble primordial dans les agroécosystèmes hongrois en raison de l'étendue des champs cultivés. Des études concernant les arthropodes prédateurs ont été réalisées dans un champ de blé d'hiver en Hongrie du Nord, à Kartal, de fin avril à début juillet 1992 (période de moisson du blé). Les arthropodes ont été capturés à l'aide de pots pièges, par balayage avec des filets entomologiques et par des prélèvements sur les plants. Nous avons utilisés 15 pots-pièges, distribués en trois zones: 5 à la lisière du champ, et à l'intérieur de celui-ci, 5 à 30 m de la lisière et 5 à 250 m). Les données ont été traitées par l'analyse des correspondances et par le test-t.

Le nombre des prédateurs dominants (*Carabidae, Araneae, Staphylinidae*) collectés dans la lisière a été supérieur à celui trouvé à l'intérieur du champ de blé (Tab. I). Cependant, les différences ont été significatives uniquement pour les *Araneae* entre la lisière et les 30 m et pour les *Carabidae* entre la lisière et les 250 m.

Parmi les prédateurs de la famille Carabidae, 53 espèces ont été identifiées. Ce nombre a été maximal dans la lisière (46 espèces) et a diminué progressivement vers l'intérieur du champ (29 espèces à 30 m et 21 espèces à 250 m). Certaines espèces parmi ces *Carabidae* ont montré une préférence significative pour l'une ou l'autre de ces zones (Tab. II). Sur les 15 espèces les plus représentées, l'analyse des correspondances a mis en évidence un groupe "lisière" et un groupe "champ" (Fig. 1). Pour chaque espèce, le nombre moyen des individus du groupe lisière" a été significativement plus élevé que celui du groupe "champ" (par exemple *Harpalus tardus* et *H. azureus*). Dans ce dernier, on a séparé trois sous-groupes d'espèces en fonction de l'abondance des individus : F1) espèces dont l'abondance a été significativement supérieure à 250 m par rapport à celle de la lisière (*Calosoma auropunctatum, Bembidion properans*) , F2) espèces dont l'abondance n'a pas été significativement différente entre les trois zones (*Harpalus rufipes, Poecilus cupreus*) ; F3) espèces restantes (par exemple, *Poecilus sericeus, Trechus quadristriatus*) (Tab. II).

Les résultats obtenus montrent l'intérêt aussi bien du champ que de la lisière dans la gestion des espèces d'arthropodes au niveau du paysage. La prédation semble être stimulée dans l'habitat formé par le blé d'hiver, notamment la reproduction massive de certaines espèces comme *P. cupreus*. Par contre, d'autres espèces de prédateurs semblent être favorisées dans la lisière, celle-ci jouant un rôle important dans la distribution temporelle, l'hivernage et la stratégie de reproduction

ANALYSES D'OUVRAGES

CHAUVET Michel et Louis OLIVIER. – *La Biodiversité, enjeu planétaire*. Édition Sang de la Terre, Collection « Les dossiers de l'Europe », 1993, 413 pages, prix 150 F.

Ce livre est le bienvenu, alors que tant de biologistes ont tendance à se gargariser de ce mot de biodiversité lancé par des médias internationaux sans réaliser qu'il recouvre des domaines négligés sinon méprisés par eux jusque là. Son titre reprend une expression du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro (juin 1992), où elle fut lancée dans le grand public, presque comme un concept nouveau

M. CHAUVET et L. OLIVIER rappellent, non sans malice, en exergue de leur premier chapitre, une citation de LAMARCK (1820) qui aurait pu être la conclusion de la réunion de RIO. Ce chapitre présente la variété des domaines que recouvre la biodiversité selon le niveau d'organisation considéré au sein du monde vivant : la diversité écologique, ou diversité des écosystèmes, la diversité spécifique ou diversité interspécifique, la diversité génétique ou diversité intraspécifique, la diversité culturelle des populations humaines. On pourrait ajouter à l'autre extrémité de la gamme, la diversité des cellules au sein d'un individu et la diversité des molécules biologiques Ce serait toutefois contribuer à diluer davantage l'intérêt de la notion de biodiversité et diminuer ainsi l'attention qui doit être portée aux niveaux pour lesquels existe un danger maximal de dégradation

Sous une forme très accessible, les auteurs décrivent dans leur second chapitre les bases scientifiques de la biodiversité, avec les principes et les grandes lignes de la classification biologique – du règne à l'espèce et à la « forme » – et de l'information génétique, puis les problèmes relatifs aux populations et aux espèces dont on discute le nombre sur terre et la question de leur extinction passée et actuelle, enfin les relations entre espèces et la question de l'évolution des écosystèmes, évoquant dans ce contexte les refuges qui, au pléistocène, expliquent les aires de répartition actuelles. La dernière partie du chapitre, reflet des préoccupations principales des auteurs, évoque le problème de l'évolution génétique des plantes cultivées et rappelle les centres d'origine et de diversification des principales d'entre elles, puis des animaux domestiques.

Ce sont ces aspects de la gestion par l'homme des ressources génétiques des plantes et animaux qu'il utilise le plus directement qui font l'objet du troisième chapitre, qui s'étend sur 75 pages.

Les auteurs rappellent d'abord les fondements du problème, c'est à-dire le fait que l'utilisation d'un nombre d'espèces restreint et la création de variétés de plus en plus performantes a réduit considérablement la diversité génétique de l'ensemble, et par là les possibilités de transformations futures permettant de nouvelles adaptations : la sélection tend à supprimer les bases sur lesquelles elle s'appuie. En même temps diminue la diversité des variétés locales d'où sont parties les sélections ainsi que celle des formes sauvages, réserves génétiques auxquelles peuvent être empruntées maintenant avec efficacité des gènes permettant de nouvelles adaptations des variétés cultivées. Les auteurs présentent ensuite longuement les organisations et associations qui, à l'échelle locale, régionale ou nationale, travaillent à la conservation des espèces domestiques et les moyens mis en oeuvre dans ce but par le maintien de collections vivantes, la conservation *in vitro* ou la lyophilisation Une liste en est donnée pour les principales espèces végétales, les arbres fruitiers notamment, mais aussi les légumes, les céréales, les plantes fourragères, les diverses cultures de rente et plantes vivrières des zones tropicales, les arbres forestiers. Une présentation semblable est faite pour les races d'animaux domestiques, dont plusieurs ont déjà disparu ou sont très menacées, et même pour les Insectes, source d'aliments et de médicaments, pollinisateurs et agents de lutte biologique, ainsi que pour les micro-organismes

Le quatrième chapitre, qui comporte 100 pages, est consacré au problème plus général de la protection de la nature. Il distingue la préservation intégrale, excluant toute intervention humaine, et la conservation, qui correspond plutôt à une gestion écologiquement rationnelle Les auteurs énumèrent les menaces qui pèsent sur les espèces sauvages, par surexploitation directe ou indirecte (les espèces prédatrices privées de leurs proies) pour la consommation ou la collection, parfois par destruction liée à la peur, comme dans le cas des Scorpions, ou au désir d'éliminer des espèces considérées comme nuisibles. Plus grave sans doute est la destruction des habitats primitifs remplacés par des écosystèmes agricoles ou abusivement « aménagés », parfois totalement modifiés par des pollutions.

Le problème de la protection est envisagé d'abord à l'échelle des espèces du monde végétal, en y considérant notamment le cas des parents sauvages des especes cultivées, puis dans le monde animal, pour lequel divers exemples sont présentés et au sujet duquel sont discutés les rôles de la chasse et de la pêche. Le problème est repris à la fin du chapitre à propos des arboretums et des parcs zoologiques.

Ce sont des considérations plus générales sur les interactions entre biodiversité, environnement et société qui font l'objet des 67 pages du cinquième chapitre

Une présentation est d'abord faite des changements climatiques qui ont affecté notre planète, et l'affectent encore de nos jours avec l'effet de serre dont les auteurs essayent de prévoir l'action sur les milieux naturels et l'agriculture au cours des siècles à venir.

L'évolution des ressources en eau doit également poser bientôt des problèmes importants, mais plus encore, bien entendu, l'accroissement non contrôlé des populations humaines. C'est là sans aucun doute le défi majeur qui est porté à la survie de nos descendants, car son contrôle insuffisant c'est un euphémisme – et la méconnaissance, voulue ou inconsciente, de la question risque d'enlever toute signification aux autres aspects des problèmes de biodiversité comme par exemple celui des risques liés aux biotechnologies.

Le chapitre se poursuit avec l'examen de tout un ensemble de considérations sur l'utilisation par l'homme de la biodiversité comme ressource génétique, sur le rôle des biotechnologies, puis sur le problème de la propriété du matériel vivant et du libre accès aux ressources génétiques, problème d'ailleurs bien différent selon qu'il s'agit d'espèces sauvages ou de matériel élaboré comme les races sélectionnées et les variétés du commerce (les cultivars). Il se pose en effet dans ces domaines la question du droit des paysans et celle des brevets commerciaux qui, de plus en plus, s'étendent aux êtres vivants. C'est là déboucher sur la question bien plus vaste de l'opposition entre l'intérêt personnel – et même l'intérêt personnel des États – et celui de l'humanité, en bref la question de la solidarité humaine à l'échelle de la planète.

Les auteurs terminent en décrivant l'évolution de la notion, devenue essentielle, de développement durable et des enseignements que nous apporte dans ce domaine l'histoire de l'agriculture, puis la présentation des rapports qui existent de nos jours entre l'économie et la biodiversité, dont ils tentent de rechercher un mode d'évaluation et la signification ethnique.

Le sixième chapitre, intitulé « Les Débats internationaux », récapitule les principaux efforts politiques et administratifs internationaux qui ont jalonné la prise de conscience des nombreux problèmes liés à la biodiversité, mais aussi le développement – souvent bien théorique – des actions permettant de faire face à sa dégradation. La création de la FAO, organisme lié aux Nations Unies, avait eu pour but essentiel de répondre aux déficits alimentaires qui se manifestaient partout sur la planète. Son effort a donc porté surtout sur les plantes cultivées et les animaux domestiques ainsi que sur la gestion des forêts.

Cette action, parfois troublée par les intentions politiques divergentes des nations du Nord à technologie développée, et des nations pauvres du Sud qui abritent une grande partie des réserves de diversité biologique, s'est traduite en 1983 par un rapport de synthèse proposant de créer une banque des ressources génétiques de la planète, avec un engagement international sur les ressources phylogénétiques et un fond international de soutien aux ressources génétiques dans les pays du Sud. Des dispositions parallèles ont été proposées plus tard pour les animaux domestiques.

La médiocre efficacité de ces mesures et l'aggravation de la situation ont abouti ensuite au Sommet de la Terre qui s'est tenu à Rio de Janeiro en juin 1992. Surtout politique, cette réunion a conduit à la publication de l'Agenda 21, programme d'actions à réaliser au 21ème siècle, et d'une Charte de la Terre. En même temps était élaborée une convention sur la biodiversité, portant tout à la fois sur la conservation de cette biodiversité, et plus encore son utilisation, thème devenu prépondérant.

L'oeuvre importante de l'UICN dans ce domaine est également rappelée, et notamment les résultats de son congrès de 1992 à Caracas.

Le septième chapitre, d'une quinzaine de pages, constitue la conclusion pratique du volume en proposant quelques grands axes d'une politique de la diversité. Il rappelle que le maintien de celle-ci doit nécessairement s'appuyer sur des recherches scientifiques. Ces recherches concernent des disciplines qui ont été abusivement négligées depuis quelques temps : la Systématique en particulier, mais aussi l'Écologie et les divers aspects de la biologie de la conservation. A ces travaux fondamentaux doit s'ajouter une meilleure gestion de l'information ainsi obtenue grâce à une valorisation des collections, à la multiplication des inventaires floristiques et faunistiques, ainsi qu'à l'établissement de bases de données. Ces actions ne se conçoivent pas sans un effort continu de formation et d'information. Beaucoup reste à faire dans tous ces domaines, en France notamment, si l'on veut éviter un effondrement rapide de la biodiversité et les conséquences fâcheuses qui en résulteraient nécessairement.

Diverses annexes placées à la fin du volume rappellent enfin les parents sauvages des animaux domestiques menacés ou éteints, la liste des parcs nationaux et des parcs naturels régionaux français, celle des collections de micro-organismes et l'oeuvre de Vavilov

Au total, ce livre apporte sur la biodiversité des vues qui enrichissent les connaissances habituelles des écologistes. Deux domaines y sont particulièrement développés. Le premier est celui de la gestion de la biodiversité dans le cas des plantes cultivées et le second celui des problèmes posés par la protection de la nature à l'échelle des organisations internationales. Tout en développant les aspects généraux des problèmes abordés, les auteurs ne manquent pas d'apporter quantité d'informations concernant la France, conférant à leur ouvrage un aspect pratique qui le complète utilement.

Maxime LAMOTTE

BELLAN Gérard et Jean-Marie PERES.– *La pollution des mers*. Que sais-je ?, n°1555, 3ème édition, 1994, 128 pages.

Seulement cinq années séparaient les deux premières versions du Que sais-je? « La pollution des mers » par Gérard BELLAN et Jean-Marie PERES ; il aura donc fallu attendre 15 années pour qu'une nouvelle édition révisée soit disponible. Comme l'indiquent les deux auteurs, spécialistes du benthos marin et des problèmes environnementaux liés à la pollution des mers, cette troisième édition reprend les grands principes et problèmes évoqués dès la première version, et nous proposent plutôt une ample révision avec mise à jour qu'une refonte complète de l'ouvrage. Suivant la formule de la série des Que sais-je ?, les auteurs décrivent les origines de la pollution des mers et les actions des polluants à la fois sur les organismes et les communautés marines d'un point de vue général, d'une façon simple et abordable à un large public

Tout au long de l'ouvrage Gérard BELLAN et Jean-Marie PERES, s'appuyant volontairement sur des exemples pris en Méditerranée, surtout dans la région marseillaise qu'ils connaissent particulièrement bien l'un et l'autre, montrent la complexité de la pollution des mers. Si les accidents pétroliers et les effluents urbains ou industriels, déversés à la mer soit directement soit par des émissaires ou des conduites sous-marines, sont les preuves irréfutables de pollutions massives, bien visibles, catastrophiques, voire spectaculaires, des mers par l'introduction massive de polluants dans le milieu marin; les pollutions chroniques, insidieuses, volontaires ou non, dues à l'utilisation de toute une gamme de produits à usages domestique, agricole ou industriel, arrivant en mer par des voies très variées, sont beaucoup moins spectaculaires, mais tout aussi, sinon plus, dangereuses pour les organismes et les communautés marines.

Ce volume se compose de quatre chapitres de longueur très inégale. Les deux derniers chapitres concernant les incidences non écologiques de la pollution (Chapitre IV) et la lutte contre les pollutions (Chapitre IV) sont courts, tandis que le troisième mériterait à lui seul un ouvrage. Il suffit de se remémorer le long procès engagé par les élus Bretons suite à la pollution de leurs côtes par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz, au printemps de 1978, qui a abouti seulement en 1993 par la reconnaissance et l'indemnisation des dommages économiques subis lors de cette gigantesque pollution pétrolière. L'essentiel de l'ouvrage repose donc sur les deux premières parties qui dressent un panorama des connaissances actuelles sur la pollution des mers et font le bilan des problèmes subsistants et méritant, dans l'avenir, des études plus spécialisées.

Après un inventaire de l'origine de la pollution en mer, les lecteurs trouveront une revue des problèmes écologiques liés à la pollution des mers, des différents modes d'arrivée des polluants en mer et leur comportement dans un milieu salé comme la mer, ainsi que les principales techniques développées et utilisées pour détecter qualitativement et mesurer avec une très haute précision les concentrations en polluants dans l'eau de mer et dans les organismes marins aussi bien pélagiques que benthiques. Si les voies d'accumulation des produits hautement toxiques (par exemple le mercure) sont maintenant, relativement, bien connues; en revanche, les effets de faibles concentrations dans les organismes végétaux ou animaux au fil des générations successives n'ont pas fait encore l'objet de recherches suffisamment approfondies.

Gérard BELLAN et Jean-Marie PERES mettent bien en lumière la difficulté d'entreprendre des études toxicologiques en laboratoire reposant sur des « bêtes de laboratoire », menées quelquefois dans des conditions très éloignées de celles rencontrées dans le milieu naturel. Seule la prise en considération de grandes échelles d'espace et de temps permettra de connaître le devenir des polluants qui ont été introduits et qui continuent à être déversés dans le milieu marin. La pollution des mers n'est pas inéluctable, en fait tout traitement des effluents est possible, comme le soulignent à juste titre les auteurs, à condition d'y mettre le prix. Le fait que des chercheurs aient détecté toute la gamme de polluants organiques ou métalliques dans toutes les parties de l'océan mondial et à toutes les profondeurs rappelle que l'océan mondial est un tout, un être vivant ou toute particule circule en son sein et revient inexorablement même après plusieurs centaines d'années à son point de départ. Aussi doit-on s'interroger en tant que scientifique mais aussi en tant que citoyen pollueur sur la qualité de l'eau de mer que nous allons laisser pour les futures générations. Aussi, je partage le vœu de mes collègues « *Prévention nous paraît devoir être le maître mot de toute politique visant à conserver les milieux océaniques dans un état suffisamment satisfaisant pour préserver la santé et l'avenir de notre planète* ».

Ce Que sais-je ? n'est évidemment pas un ouvrage de références, la bibliographie étant réduite à l'essentiel, mais une revue sur la pollution des mers que le lecteur pourra découvrir d'un seul trait. Elle invite les curieux à une meilleure appréhension de la pollution des mers et à la lecture d'ouvrages et d'articles plus spécialisés qui pourront être analysés dans un contexte plus général à la lumière de cette troisième version du Que sais-je ? « La pollution des mers » est très agréable à lire.

Jean-Claude DAUVIN

A. D. BELL. — *Les plantes à fleurs. Guide morphologique illustré.* Traduit de l'anglais par Olivier Roupsart, avec le concours de D. Barthélémy. 1994, cartonné, 356 pages, 315 figures en noir et en couleurs, 24x17. MASSON, 350 F.

Ce livre sur la morphologie des plantes à fleurs est paru en 1991, en anglais sous le titre *« Plant Form. An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology »* (Oxford University Press) signé Adrian D. BELL and Alan BRYAN. On pourrait s'étonner de la disparition, dans cette version française, du deuxième auteur qui est le dessinateur des très nombreuses illustrations au trait présentées en vis-à-vis des photos remarquables, prises le plus souvent par le premier auteur.

Ce choix dans la mise en page contribue à rendre ce traité de morphologie très attrayant, en dépit d'une terminologie avec laquelle le simple lecteur peut ne pas être familiarisé. Les plantes à fleurs, ou Angiospermes, illustrées dans ce livre sont donc celles dont les graines sont contenues dans un fruit : Monocotylédones et Dicotylédones. Les Gymnospermes (ou Conifères, principalement) sont évidemment exclues. Le texte est très clair et conduit notre regard dans le domaine des caractères morphologiques, visibles le plus souvent à l'œil nu (photos et dessins fréquemment proches de la taille réelle). Les caractères anatomiques ne sont pas traités En effet, il s'agit ici de montrer l'organisation macro-morphologique. Après l'introduction et la définition des objectifs du livre, sont passées en revue les descriptions morphologiques proprement dites, de la feuille, de la racine, de la tige, de la multiplication sexuée, de la multiplication végétative, en ajoutant le cas particulier des graminées. Ensuite, l'organisation de la construction des plantes est expliquée par la description des méristèmes et celle des ramifications. Chaque couple de pages, gauche et droite, participe à la description d'un sujet délimité. Les renvois à d'autres figures ou photos situées sur des pages précédentes ou suivantes, bien que ralentissant la lecture, montrent la nécessité de l'intégration d'une terminologie très riche. Beaucoup des espèces citées sont des plantes tropicales qui présentent une grande diversité de forme (on trouve fort heureusement dans l'index la famille à laquelle chaque espèce se rattache). Certains spécialistes pourront toutefois s'étonner de

quelques imprécisions, comme par exemple, p. 111 : un tubercule d'Igname *(Dioscorea sp.)* n'est pas une racine de stockage, mais une tige. Une rapide estimation du nombre d'espèces citées dans l'index donne le chiffre impressionnant de plus de 500 espèces illustrées

Cet index, qui compte pas moins de 200 pages, comporte également toute la terminologie et renforce la grande utilité de ce traité de morphologie, encore une fois magnifiquement illustré et unique en son genre

Annette HLADIK

COLLOQUE

« LES MARES : EAUX DOMESTIQUÉES, LIEU DÉVALUÉS MAIS ZONES HUMIDES À RÉHABILITER »

Université d'Orléans
10 juin 1995
Première circulaire

Le Centre de Biogéographie-Écologie de l'École Normale Supérieure de Fontenay-Saint-Cloud (URA 1514 CNRS), la Société des Amis du Muséum et des Naturalistes d'Eure-et-Loir (SAMNEL), et le Département de Géographie de l'Université d'Orléans, organisent un Colloque intitulé:

« LES MARES : EAUX DOMESTIQUÉES, LIEUX DÉVALUÉS, MAIS ZONES HUMIDES À RÉHABILITER »

Ce Colloque se déroulera le samedi 10 juin 1995 dans les locaux de l'Université de Lettres et Sciences Humaines d'Orléans (rue de Tours, 45072 Orléans cedex 2), sous la responsabilité de Bertrand SAJALOLI, Maître de Conférences, d'Anne ENSMINGER, Chargée de recherche au CNRS et de Jean Maurette, Président de la SAMNEL.

En prélude à ce colloque, une exposition sera ouverte au public pendant une semaine dans le grand hall de l'Université d'Orléans. Elle diffusera les premiers acquis du projet « Mares d'Eure-et-Loir » mis en oeuvre par la SAMNEL grâce au Contrat Vert conclu avec la Région Centre ainsi que les résultats des recherches conduites par le Centre de Biogéographie-Ecologie de l'ENS Fontenay-Saint- Cloud et les étudiants de l'Université d'Orléans.

OBJECTIFS

Ce colloque sera structuré en fonction de trois grands axes :

1) La mare, un objet géographique mal identifié.
2) Configuration et fonctionnement écologique des mares.
3) La mare, marqueur d'une mutation paysagère et de conversions socioculturelles dans l'espace rural.

ORGANISATION ET CONTACTS

Les demandes de participation, les propositions de communication ou de poster doivent être envoyées avant décembre 1994 à :

Marie-Odile BOISSIER
Responsable Communication,
Documentation et Information
Centre de Biogéographie-Ecologie de l'ENS Fontenay Saint-Cloud, URA 1514 CNRS, Grille d'Honneur,
Le Parc, 92 211 Saint-Cloud cedex
Tél. (1) 47 71 91 11 poste 317
Fax. (1) 47 71 90 36

RÉSUMÉ DE THÈSES

Anne THIMONIER.– ***Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970-1990 : rôle possible des apports atmosphériques.*** **178 p. + annexes. Thèse de Doctorat en Sciences de la Vie, Université Paris XI, soutenue le 13 janvier 1994. Jury : A. LACOSTE, Président, M. BONNEAU, Rapporteur, S. MULLER, Rapporteur, M. BECKER, J.-L. DUPOUEY et B. SAUGIER.**

INTRODUCTION

La végétation herbacée est un excellent bio-indicateur des conditions de milieu : en un site donné, la composition floristique est le reflet fidèle des conditions d'acidité, du niveau de nutrition azotée, du régime hydrique et du microclimat qui règnent sur ce site. A ce titre, la végétation a été intensivement utilisée pour la caractérisation des stations dans les études de typologie. Depuis quelques années, les craintes associées à un impact possible de la pollution atmosphérique sur les écosystèmes ont conduit à orienter les études de végétation suivant un double objectif :

- cerner l'impact de la pollution sur ce compartiment important de l'écosystème, bien que longtemps négligé par rapport aux compartiments arbre et sol ;
- utiliser le caractère bio-indicateur de la végétation afin d'apprécier l'évolution des conditions environnementales

Les études de typologie forestière, développées depuis une vingtaine d'années au Centre de Recherches Forestières (CRF) de Nancy, ont été l'occasion d'inventaires systématiques de la végétation des massifs forestiers du nord-est de la France. Un grand nombre de ces relevés floristiques a été réalisé sur des placettes encore repérables actuellement, constituant ainsi des sites privilégiés pour le suivi de la dynamique de la végétation au cours du temps ('étude diachronique'). Nous avons ainsi rééchantillonné en 1991-1992 la végétation de 200 placettes installées par le CRF au début des années 1970. Le sol de la moitié de ces placettes, dont les analyses étaient disponibles pour l'échantillonnage initial, a été prélevé lors de la campagne de rééchantillonnage, permettant ainsi d'établir l'évolution des propriétés physico-chimiques des sols et de relier leurs changements à ceux de la végétation. Enfin, nous avons mesuré en parallèle les dépôts atmosphériques hors couvert et sous couvert dans une forêt de la Plaine Lorraine dont la végétation avait été rééchantillonnée au cours d'une étude antérieure.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sites d'étude

Le rééchantillonnage de la végétation et des sols s'articule autour de trois études concernant :

- 47 placettes de végétation en forêt de Villey-le-Sec, qui constitue un petit massif bien individualisé s'intégrant dans le massif de Haye, à l'ouest de Nancy (THIMONIER *et al.*, 1994) ;
- 53 placettes de végétation dans les forêts sur l'étage stratigraphique du Rhétien, dans le département des Vosges au sud de Mirecourt ;
- 100 placettes de hêtraies, échantillonnées dans plusieurs massifs couvrant une très large gamme des conditions édaphiques dans le quart nord est de la France. Ces placettes ont fait l'objet à la fois d'une étude de végétation et d'une étude de sol.

Cet échantillonnage vient compléter une étude antérieure de 220 placettes sur la forêt d'Amance dans la Plaine Lorraine (THIMONIER *et al.*, 1992).

La forêt de Villey est située dans la région naturelle des plateaux calcaires. Les sols rencontrés varient du sol lessivé à la rendzine. les peuplements sont des hêtraies ou hêtraies-chênaies à sous-étage de charme.

Les forêts sur Rhétien sont situées sur le Plateau Lorrain. Les hêtraies-chênaies rééchantillonnées reposent sur la gamme la plus acide de la série édaphique représentée, avec des sols de type podzolique à brun lessivé affectés par une hydromorphie plus ou moins marquée.

Les hêtraies du nord-est se répartissent de l'Argonne jusqu'aux Hautes-Vosges ; elles s'étendent entre 250 m et 1200 m d'altitude. Tous les types de sols sont représentés, à l'exception des sols hydromorphes ou des sols fortement podzolisés.

Échantillonnage

L'échantillonnage est de type systématique dans le cas de Villey (réseau de maille carrée 250 m x 250 m) et du Rhétien (500 m x 500 m), de type stratifié dans le cas des hêtraies. Les campagnes de terrain initiales ont été conduites entre 1969 et 1973. Les inventaires de végétation sont des relevés phytosociologiques classiques effectués selon la méthode Braun-Blanquet, sur une surface délimitée par des marques de peinture sur les arbres. Ces marques ont permis de retrouver la majorité des placettes lors des campagnes de 1991-1992. Les relevés floristiques actuels ont été réalisés suivant les mêmes principes

qu'en 1969-73. Sur les 100 placettes de hêtraie, l'horizon Al a été prélevé systématiquement, tandis que les horizons inférieurs au Al ont été échantillonnés sur une soixantaine de sites. Une telle étude de rééchantillonnage exige de prendre un certain nombre de précautions lors du traitement des données et de l'interprétation des résultats. Les problèmes rencontrés sont de plusieurs ordres : identification des espèces, influence des auteurs des relevés et des prélèvements de sol, date de passage sur les placettes dans l'année ou encore différences dans les méthodes analytiques utilisées pour les sols. Ces problèmes ont pu être contournés de diverses manières : certains des auteurs des relevés floristiques et des prélèvements de sol des échantillonnages initiaux ont participé aux premières phases de rééchantillonnage, permettant ainsi de calibrer les méthodes aux deux dates ; le même laboratoire a réalisé les analyses de sol. Les espèces participant aux analyses de végétation ont été soigneusement sélectionnées ; les analyses ont privilégié l'information apportée par la présence ou l'absence d'une espèce plutôt que celle apportée par son abondance.

Outils d'analyse de la végétation

La dynamique de la végétation a été étudiée en considérant :

- les informations apportées par la flore : évolution des espèces considérées individuellement (apparition, disparition, régression ou extension), du nombre d'espèces et de la diversité spécifique ;

- les informations apportées par la végétation, c'est-à-dire une combinaison d'espèces ou de groupes d'espèces, révélatrice de conditions de milieu très précises : valeurs indicatrices d'Ellenberg (coefficients exprimant le comportement écologique des espèces du domaine médio-européen), déplacement des relevés entre les deux dates d'échantillonnage sur les gradients écologiques extraits par des analyses factorielles des correspondances.

RÉSULTATS

La comparaison de la richesse et de la diversité floristique à 20 ans d'intervalle met en évidence une augmentation du nombre d'espèces moyen par relevé en milieu calcaire et mésotrophe. En milieu acide, le nombre d'espèces augmente ou reste stable. Sur tous les types de sols, les changements de fréquence des espèces traduisent essentiellement une amélioration du niveau de nutrition azotée : les espèces à caractère nitrophile progressent en fréquence ou apparaissent dans les relevés actuels. Très peu d'espèces diminuent en fréquence ; parmi ces espèces, on relève la mousse *Rhytidiadelphus triquetrus* déjà mentionnée au cours d'études antérieures. Les indices floristiques synthétisant l'information écologique apportée par l'ensemble des espèces présentes confirment les conclusions de l'analyse des espèces considérées individuellement : le coefficient d'Ellenberg N, qui traduit la qualité de la nutrition azotée, augmente en moyenne entre les deux dates d'échantillonnage ; le long des axes factoriels intégrant la disponibilité en azote, les relevés se déplacent très nettement vers le pôle le plus nitrophile. Ces résultats mettent en évidence une véritable eutrophisation de la végétation, traduisant un enrichissement du milieu en azote. Cette eutrophisation apparaît plus marquée pour les milieux initialement les plus pauvres mais concerne toutes les gammes de milieu ; elle est perceptible aussi bien à l'échelle d'un petit massif forestier qu'à l'échelle d'une région entière. Le changement des conditions d'acidité s'avère plus difficile à apprécier à travers l'étude de végétation, car le gradient de pH intègre en partie la richesse du milieu en éléments nutritifs. Dans le cas particulier de la forêt de Villey cependant, la végétation distingue clairement un gradient de pH et un gradient de richesse en azote. Dans ces conditions, la végétation révèle l'existence d'une acidification concomitante de l'eutrophisation observée, et cantonnée aux sols acides de cette forêt. Dans les autres peuplements étudiés, la composition floristique dissocie incomplètement acidité et nutrition azotée, et l'eutrophisation semble masquer le processus d'acidification lorsqu'il existe.

Les analyses de sol révèlent des résultats concordants avec ceux obtenus par l'étude de la végétation. L'évolution des horizons Al est essentiellement marquée par une nette augmentation de la teneur en azote total. Le stockage d'azote dans cet horizon est estimé à 13 5 kg N ha ^{1}.an^{-1} en moyenne. Les variations des teneurs en azote et en carbone apparaissent très corrélées, mais la variation du taux de carbone entre les deux dates d'échantillonnage, non significative, ne suffit pas à expliquer l'augmentation de la teneur en azote observée. Le rapport C/N diminue en effet très significativement (-2,5 en moyenne). Dans les horizons sous-jacents à l'horizon Al, la teneur en azote reste relativement stable, voire diminue. Les variations à des taux différents des teneurs en carbone et en azote conduisent à un abaissement significatif du rapport C/N, observée jusqu'aux horizons B illuviaux ou structuraux. La diminution du rapport C/N, mise en évidence sur l'ensemble des placettes, est, comme dans le cas de l'horizon de surface, plus particulièrement marquée dans les horizons où la valeur en 1970-73 était élevée. Cette eutrophisation, au sens d'un enrichissement en azote, s'accompagne d'un deuxième processus exprimant, à l'inverse, une dégradation de la fertilité minérale. Bien que les changements de l'état du complexe adsorbant soient moins contrastés que ceux concernant le statut carboné et azoté, l'évolution du pH et des teneurs en bases échangeables indique une acidification de l'horizon Al. La réduction des teneurs en calcium et surtout en potassium est nette. La tendance à la désaturation survenant dans l'horizon Al s'exprime beaucoup plus clairement encore dans les horizons sous-jacents des sols les plus acides. Dans ces horizons, le taux de saturation diminue significativement. La désaturation est liée à une nette réduction des teneurs en calcium et magnésium échangeables.

Globalement, les études de végétation et des sols donnent des résultats concordants. L'eutrophisation du milieu mise en évidence par les changements floristiques en l'espace de 20 ans est confirmée par l'augmentation de la teneur en azote et la diminution du rapport C/N des horizons de surface sur les mêmes placettes. Cependant, les changements de végétation apparaissent mal corrélés aux changements des propriétés des sols dans leur intensité : le déplacement des relevés le long du gradient de nutrition azotée extrait par les analyses factorielles des correspondances par exemple est mal corrélé avec le stockage d'azote ou la variation du rapport C/N de l'horizon Al. De plus, la végétation n'exprime pas clairement l'acidification parallèle révélée par la comparaison des composantes du complexe d'échange. Des techniques d'analyse permettant de coupler les informations apportées par les données floristiques et édaphiques (analyse canonique des correspondances) font néanmoins apparaître dans la végétation un gradient d'acidité

épuré de sa composante exprimant la qualité de la nutrition azotée, et le long duquel une dérive acidiphile des placettes se manifeste.

DISCUSSION-CONCLUSION

Les causes possibles des changements que nous observons sont multiples. Un grand nombre de facteurs, naturels ou anthropiques, peuvent interférer dans la dynamique de la végétation et des sols. Parmi les principaux, on peut citer le vieillissement naturel des peuplements, la sylviculture, l'influence des éclaircies ou des chablis, et les dépôts atmosphériques L'accumulation d'azote que nous observons dans les sols, à un taux relativement élevé, rend vraisemblable l'hypothèse d'apports exogènes. Les dépôts azotés atmosphériques se situent entre 15 et 20 kg $ha^{-1}.an^{-1}$ d'apport totaux d'après nos mesures dans la région. Les données sur les apports atmosphériques et le rythme de prélèvement par le peuplement étant incomplètes, il apparaît difficile de faire la part des différents facteurs intervenant dans l'acidification mise en évidence sur les sols, ou exprimée dans certaines conditions par la végétation. Il est cependant vraisemblable que dans les cas des peuplements matures étudiés, pour lesquels le taux de prélèvement est nettement ralenti par rapport aux jeunes stades, la contribution des dépôts atmosphériques ne soit pas négligeable.

Nos résultats rejoignent, au moins en partie, ceux d'études antérieures menées en Europe et en Amérique du Nord. Ils mettent en évidence des changements rapides des écosystèmes forestiers, susceptibles d'instaurer une situation de déséquilibre pouvant s'aggraver à plus long terme. Ces résultats soulignent la nécessité d'un suivi à long terme des écosystèmes naturels et sont en faveur de l'installation de placettes d'observation permanentes.

TRIBUNE

L'ÉCOTOXICOLOGIE TERRESTRE EST SANS "ÉCO"

Abdul Motalib M ABDUL RIDA
Laboratoire de Zooécologie du Sol, CEFE, CNRS
1919, Route de Mende, 34033 Montpellier cedex 1

Malgré la référence écologique essentielle dans le terme "écotoxicologie", ce dernier reste souvent sans "éco", c'est-à-dire sans son application écologique, en particulier dans les études des milieux terrestres. Ceci est visible d'une part, dans la rareté relative des études concernant la surveillance de la contamination des sols par rapport à la surveillance des milieux aquatiques ou dans une certaine mesure de l'atmosphère et, d'autre part, dans une réglementation relativement muette sur les dommages causés aux sols par les contaminants.

Mais, devant l'ampleur et l'accroissement de la demande sociale de ces dernières années et la prise de conscience croissante de l'homme vis-à-vis de la contamination des milieux, des mouvements politiques, écologistes et environnementalistes ont été créés dans beaucoup de pays pour exiger plus de protection pour la nature et pour réclamer une meilleure prise en compte des conséquences écologiques de polluants d'origine souvent humaine. En outre, les enjeux sociaux ont entraîné des concepts souvent confus et un amalgame entre les objectifs et les applications de différentes disciplines scientifiques et pratiques sociales (écologisme, "environique", toxicologie, écotoxicologie...) qui traitent en apparence des mêmes préoccupations. L'écotoxicologie est devenue, de ce fait, la boîte magique dans laquelle on peut tout mettre et traiter. Pour cela, on n'hésite pas par exemple à qualifier de tests d'écotoxicologie (pratiqués nécessairement dans un système écologique) des tests de toxicologie conduits dans des dispositifs artificiels donc indépendamment de tout système écologique, et ceci en raison du fait qu'ils portent sur des organismes non cibles. C'est en particulier le cas dans les directives de l'Union Européenne qui proposent de pratiquer des tests d'écotoxicologie qui correspondent, en réalité, à des tests de toxicité ce qui amplifie considérablement la portée de l'erreur conceptuelle.

La toxicologie est "*la discipline qui étudie les substances toxiques ou poisons, c'est-à-dire les substances qui provoquent des altérations ou des perturbations des fonctions de l'organisme conduisant à des effets nocifs dont le plus grave, de toute évidence, est la mort de l'organisme en question*" (TRUHAUT, 1976). Par contre, l'écotoxicologie est la science qui étudie les interactions, les effets, *in situ*, de contaminants sur les êtres vivants (végétaux et animaux) à différents niveaux (organisme, populations, peuplements, communautés) et le devenir de ces substances dans les écosystèmes. Autrement dit, l'écotoxicologie est le domaine de la toxicologie étudié dans un contexte écologique et *vice-versa*. Les études écotoxicologiques sont très diverses et comprennent :

- l'analyse des impacts écologiques de substances toxiques sur la partie vivante, la prévision du devenir de ces substances dans les écosystèmes et leurs conséquences futures,
- la recherche de bio-indicateurs (plantes ou animaux) représentatifs de leurs milieux et révélateurs du niveau de contamination,
- la surveillance et la détection de la perturbation de milieux naturels à partir du changement au niveau de la structure du peuplement, de la population etc.,
- l'établissement d'un diagnostic écologique des milieux contaminés par des mesures physico-chimiques et/ou biologiques avec la possibilité de comparaisons dans l'espace et dans le temps.

Il est très clair que la partie écologique de l'écotoxicologie est essentielle dans ces études et sans cette partie l'écotoxicologie devient tout autre chose qu'elle-même. Toutefois, la démarche écotoxicologique terrestre s'est souvent heurtée à quatre difficultés:

1) Les approches écotoxicologiques sont souvent accompagnées de contraintes socio-économiques multiples *a priori* indépendantes des données écologiques. En effet, la contamination de milieux est liée à l'activité humaine dans différents domaines, agronomique, industriel, des transports, de l'énergie etc., qui sont eux-mêmes les plaques tournantes de l'économie et le lieu d'échanges de l'activité sociale (ANONYME, 1992). Parmi les activités humaines les plus contaminantes on trouve la production d'énergie, les industries chimiques et l'agriculture (RAMADE, 1992). Sans oublier que l'usage de produits n'est pas la seule source de contamination ; il y a également tous les processus de préparation (extraction de minerais, transport, raffinage...) et les déchets en cours de production et après usage.

L'extraction et l'usage des hydrocarbures fossiles représentent les sources les plus importantes de contamination de l'environnement. Leurs marées noires et leurs effluents solides, liquides et gazeux polluent tous les systèmes écologiques. En 1990, la consommation mondiale du pétrole a été de l'ordre de 12 milliards de tonnes d'équivalent charbon. L'énergie nucléaire n'est pas mieux placée, en particulier avec les déchets radioactifs qui s'élèveront selon l'OCDE (Organisation de Coopération et de Développement Economiques) à quelques 10 tonnes en l'an 2000 pour le plutonium irrécupérable à lui seul. Quant aux industries chimiques, elles commercialisent chaque année des milliers de nouvelles substances chimiques sans que des études d'écotoxicité et de toxicité suffisantes n'aient été faites. De même, l'agriculture moderne, avec ses engrais chimiques et ses pesticides de toutes sortes représente une importante source de contamination. La consommation mondiale de fertilisants a atteint 145 millions de tonnes en 1989, tandis que la seule production américaine de pesticides a été de l'ordre de 700 000 tonnes de matières actives pures en 1988 (RAMADE, 1992).

Dans cette situation, les enjeux socio-économiques sont énormes. Toutefois, les recherches écotoxicologiques peuvent d'une part, fournir les arguments scientifiques aidant à prendre les décisions adéquates dans le domaine de la protection de la nature, et d'autre part, jouer le rôle de contrôleur et de surveillant de la contamination de l'environnement

2) L'écotoxicologie est en général très peu développée; cette situation est encore aggravée pour les milieux terrestres qui sont presque oubliés par rapport aux milieux aquatiques. Ce constat n'est pas propre à l'écotoxicologie terrestre, mais il fait partie d'une des faiblesses des recherches écologiques dans leur ensemble (Di Castri, 1984 ; Ramade, 1993 ; Anonyme, 1994 a & b). Cette situation concernant les milieux terrestres est due en grande partie à sa diversité et à sa complexité. Pourtant, ces difficultés peuvent être résolues si on donne les moyens et l'attention nécessaires à ce type de recherches et en adoptant les outils adéquats. Les milieux terrestres sont normalement les réceptacles les plus exposés aux contaminations d'origine naturelle et humaine. De ce fait, les contaminants sont susceptibles d'être déposés à la surface des sols, repris par la végétation, accumulés dans les animaux, lessivés vers les eaux souterraines, et d'aboutir à l'homme. Mais le sol est aussi un milieu formé d'un mélange intime d'organismes et d'éléments non vivants. De ce fait, les diagnostics écologiques peuvent être fondés sur des études physico-chimiques de la partie non vivante de l'écosystème et/ou sur l'étude des organismes représentatifs de leur milieu. La multiplicité des interactions en milieu naturel et l'extrême diversité des sols rendent l'établissement d'un diagnostic écologique par les mesures physico-chimiques à la fois difficile, peu propice dans l'espace et dans le temps et empêchent souvent d'intégrer et de prendre en compte la dimension réelle et très diversifiée de l'écosystème. Par contre, l'utilisation des organismes (les indicateurs biologiques) permet d'évaluer les risques écologiques provoqués par les contaminants, car c'est à ce niveau que les problèmes de la contamination constituent la motivation des études écotoxicologiques (Blandin, 1986)

Les bio-indicateurs sont des organismes (animaux et plantes) qui par leurs variables d'état, leurs activités physiologiques ou leur présence-absence contribuent à caractériser un écosystème perturbé par un contaminant ou non. Cette définition nous permet de distinguer deux types de bio-indication (Abdul Rida & Bouche, 1994a) : une **bio-indication physiologique** qui porte sur le changement de fonctionnement ou d'état des organismes résultant de la contamination de leur milieu. Ces changements concernent par exemple leur croissance, leur activité enzymatique, leur reproduction, leur respiration ou leur concentration biologique en un élément donné. La deuxième est une **bio-indication existentielle** traduite soit par la présence soit par l'absence de l'organisme dans les milieux riches en l'élément étudié.

3) La troisième difficulté est loin d'être négligeable: c'est la confusion du modèle avec le système réel qu'il représente. "*La modélisation est fondamentalement un processus visant à la représentation d'un objet réel par un (ou des) modèle (s), soit sous forme matérielle "imitant" l'objet, soit sous forme didactique schématisant cet objet de façon intelligible, soit sous forme mathématique*" (Bouche, 1990). La modélisation permet une amélioration continue du modèle pour le rendre le plus proche possible de l'objet réel qu'il représente. Mais comme les systèmes écologiques sont des systèmes très complexes, d'équilibre métastable et subissant des changements permanents et souvent instantanés, le modèle ne peut jamais prendre en compte toutes les caractéristiques des systèmes réels; il ne reflète que les choix des variables mesurées et les données recueillies à un moment donné La modélisation représente donc une démarche synthétique et sa valeur effective reste donc à valider dans les écosystèmes réels Outre certains modèles mathématiques proposés en écotoxicologie, ce sont souvent les expériences de laboratoire (microcosmes) qui sont utilisées et qualifiées de travaux d'écotoxicologie. Ces essais mis en place en laboratoire doivent être validés vis-à-vis de systèmes réels, c'est-à-dire au terrain, pour avoir une signification écotoxicologique concrète, sinon ils ne sont que des modèles représentant des cas bien précis et limités. Cela ne veut pas dire que les expériences de laboratoire soient inutiles pour l'évaluation écologique de substances toxiques, loin de là, elles sont indispensables pour déceler et vérifier certains mécanismes d'échange, établir une échelle de toxicité de différents produits chimiques pris isolément vis-à-vis d'un organisme donné, réduire les hypothèses explicatives d'un phénomène écotoxicologique et en conséquence réduire le travail du terrain, etc. Les travaux de laboratoire sont donc complémentaires mais ne doivent pas se substituer aux études de terrain.

Pour évaluer les risques écologiques pouvant résulter de teneurs élevées de certains éléments traces dans quelques sites du sud-est de la France, nous avons utilisé les vers de terre en tant que bio-indicateurs de la qualité du milieu (Abdul Rida, 1992). Il ressort de cette étude que certains genres lombriciens, comme *Scherotheca*, sont beaucoup plus sensibles que d'autres et ont disparu dans les milieux les plus chargés en éléments traces (Abdul Rida, 1992 ; Abdul Rida & Bouche, 1994b). Il est clair que ce constat ne peut pas être fait au laboratoire car les *Scherotheca* sont des espèces lombriciennes jamais prises en compte dans les tests de toxicité à cause de leur taille importante et de la difficulté de leur élevage au laboratoire, malgré le rôle très important que joue ce genre lombricien anécique dans les écosystèmes terrestres (Abdul Rida, 1994)

4) Il faut, également, rappeler que l'écotoxicité a des conséquences écosystémiques. L'écosystème est un ensemble constitué d'espèces vivantes et d'éléments non vivants entre lesquels se produit un nombre illimité d'interactions. Les effets des contaminants sur un composant de l'écosystème vont nécessairement avoir des conséquences sur d'autres composants de ce système. La présence, en teneurs élevées, des contaminants dans le milieu peut entraîner des changements importants, notamment de la diversité biologique. Ils peuvent agir sur les individus (mortalité, effets sublétaux), les populations (abondance, distribution, pyramide des âges), la structure et la dynamique des communautés (extinction de population, dominance, diversité, biomasse) et par conséquent sur la biocénose toute entière (Ramade, 1992). Au-delà des conséquences biocénotiques, il est essentiel d'évaluer les conséquences écosystémiques, c'est-à-dire celles engendrées sur tous les composants y compris abiotiques. Par exemple, l'éradication des peuplements lombriciens par certains pesticides entraîne l'obturation des galeries verticales créées par ces animaux dans lesquelles s'écoule usuellement une quantité très importante des eaux des orages. Erosions et inondations, phénomènes physiques, sont aussi *via* la biocénose, amplifiées par des substances toxiques.

Les contaminants provoquent également la dégradation des ressources naturelles en mettant en jeu la qualité des milieux et les chaînes alimentaires. GASPAR (1986) a montré que 11 % des espèces invertébrées (Hétéroptères aquatiques, Odonates, Diptères, Lépidoptères, Hyménoptères et Coléoptères) sont sérieusement menacées (probablement disparues) depuis 1950 en Belgique et au Luxembourg

Ainsi, l'étude des effets des contaminants dans les écosystèmes écologiques (les études écotoxicologiques) doit être pratiquée sur le terrain; les études de laboratoire ne peuvent en aucun cas remplacer les études *in situ* car les conditions biotiques et abiotiques des terrains ne sont pas reproductibles artificiellement Un milieu naturel est un milieu ouvert dans lequel se passent des échanges bio-physico-chimiques, incluant des milliers d'espèces vivantes et de substances chimiques entre lesquelles un nombre illimité d'interactions se produit. Pour cela, les effets des contaminants seront conditionnés par leurs interactions avec l'ensemble des composants de l'écosystème. Il est donc primordial en écotoxicologie d'étudier les impacts de contaminants sur l'écosystème tout entier étant donné que les actions des contaminants sont multiples et variables dans le temps et l'espace. Or, les expériences de laboratoire sont faites dans un milieu bien déterminé, sous conditions contrôlées, avec des espèces vivantes soigneusement choisies en utilisant des substances chimiques isolées, et donc leurs apports à la connaissance du réel seront très limités. Enfin, il est encore plus difficile à partir d'un test de laboratoire de prévoir le transfert de contaminants dans les chaînes trophiques terrestres ou d'évaluer les processus de restauration des espèces vivantes provoqués par un contaminant, pourtant ce sont des problèmes importants qui doivent être pris en compte dans les études écotoxicologiques.

Chaque espèce vivante a un rôle écologique à jouer dans les milieux naturels où elle vit. Comme nous venons de le voir, son absence partielle ou totale aura des conséquences écologiques, d'une part sur ses interactions avec les autres espèces et, d'autre part, sur la partie physico-chimique de son milieu. Les enjeux économiques considérables, les besoins alimentaires croissants et l'exigence de produits de qualité impliquent l'utilisation de produits chimiques diversifiés plus ou moins contaminants. Parmi ces derniers, nous pouvons citer les pesticides qui éliminent non seulement les organismes cibles tels que les insectes nuisibles (qui font aussi partie de la diversité biologique), mais également d'autres organismes utiles. Ainsi, l'utilisation et la dissémination de certaines substances nuisibles dans les milieux terrestres d'une part et la nécessité de conserver la diversité biologique et le bien être humain d'autre part exigent du législateur d'imposer un seuil de toxicité "acceptable". Ce seuil sera dépendant des estimations toxicologiques de laboratoire et écotoxicologiques au champ, du rôle écologique des peuplements affectés et de leur aptitude à se restaurer et enfin des conséquences écosystémiques produites dues à la disparition d'une espèce vivante. L'évaluation écotoxicologique nécessite donc une approche écosystémique d'une part, et une intégration des connaissances d'autre part (BOUCHE, communication personnelle). Mais ceci est une autre histoire ou plutôt un prolongement de mon propos.

BIBLIOGRAPHIE

ABDUL RIDA, A.M.M., 1992.– Biosurveillance de la contamination du sol : apport de l'étude des lombriciens à l'évaluation des risques liés aux éléments traces. *Doc. Pédozool.*, 1 : 1-234.

ABDUL RIDA, A.M.M., 1994.– Les vers de terre et l'environnement. *La Recherche*, 25 : 260-268.

ABDUL RIDA, A.M.M. & BOUCHE, M.B., 1994a.– A method to assess chemical biorisks in terrestrial ecosystems. In : DONKER, M.H., EUSACKERS, H. & HEIMBACH, F., (eds), *Ecotoxicology of soil organisms*. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida : 383-394

ABDUL RIDA, A.M.M. & BOUCHE, M.B., 1994b.– The eradication of an earthworm genus by heavy metals in southern France. *Applied Soil Ecology*, (sous presse)

ANONYME, 1992.– *Environnement, Science et Politique*, 2 : 1-518.

ANONYME, 1994a.– Le sol. Rapport sur l'état de l'environnement en France. IFEN, Edition 1993/1994, Projet mise à jour le 15.02.94 : 9p.

ANONYME, 1994b.– L'environnement et la santé. Rapport sur l'état de l'environnement en France. IFEN, Edition 1993/1994, Projet mise à jour le 15.02.94 : 11p.

BOUCHE, M.B., 1990.– *Ecologie opérationnelle assistée par ordinateur*. Ed. Masson, Paris : 572p.

BLANDIN, P., 1986.– Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 17 : 215-307.

DI CASTRI, F., 1984.– *L'écologie : les défis d'une science en temps de crise*. Rapport au Ministre de l'Industrie et de la Recherche. La Documentation française : 116p.

GASPAR, C., 1986.– La surveillance des invertébrés, le rôle de Gembloux. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, Belgique, 21 : 197-226.

RAMADE, F.,1992.– *Précis d'écotoxicologie*. Ed. Masson, Paris : 300p

RAMADE, F.,1993.– L'écologie a-t-elle un avenir? *La Recherche*, 24 : 422-426

TRUHAUT, R., 1976.– Ecotoxicologie et protection de l'environnement. Abtr. Col. *Biologie et devenir de l'homme*, Sorbonne, 18-24 sep 1974. Ed Mac Graw-Hill : 101-121.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures, but no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence:
- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or review paper)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37: 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1: 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw or Illustrator can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence: Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse, une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques ainsi que des analyses d'ouvrages.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
- La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
- Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD.***

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 25

PARTICULIERS :	Cotisation[1] à la S.F.E.	Abonnement[2]	Total
France et C.E.E	150 F	275 F	425 F
Autres pays	150 F	350 F	500 F
Étudiants, Stagiaires étrangers[3]	50 F	140 F	190 F
COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
France Agences et libraires (remise 10 %)	509,30 F	10,70 F	520 F
	458,37 F	9,63 F	468 F
Étranger Agences et libraires (remise 10 %)	528,89 F	11,11 F	540 F
	476,00 F	10,00 F	486 F

[1] Les membres de la S.F.E. reçoivent la « Lettre de la Société Française d'Écologie »
[2] L'abonnement peut être souscrit indépendamment de l'adhésion à la S.F.E.
[3] Nécessité d'une attestation d'inscription.

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

LOUIS-JEAN 05003 GAP cedex

Dépôt légal : 950 — Novembre 1994

SOMMAIRE

ÉCOLOGIE

— TOME 25 - N° 2 —

Juin 1994

Ricou G.– Hommage à Paul Duvigneaud † 67

Bellan-Santini D., Bonin G. & Emig C.– Éditorial « Congrès Européen d'Écologie » .. 69

Saadi A. & Champeau A.– Densité, biomasse et production *d'Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) dans un hydrosystème temporaire saumâtre, la Sebkha Zima (Maroc) 71

Lumaret J.-P. & Stiernet N.– Adaptations et stratégies évolutives chez les Coléoptères coprophages de haute montagne (Scarabaeoidea). 79

Dodd R.S. & Rafii Z.A.– Analyse chimiotaxinomique et écologique du Chêne vert en Californie *(Quercus agrifolia* et *Q. wislizenii).* 87

Auger J., Ferary & S. Huignard J.– Une nouvelle classe de pesticides soufrés d'origine naturelle utilisables en fumigation 93

Rivault R., Cloarec A. & Le Guyader A.– Les blattes : des vecteurs de bactéries pathogènes en milieu urbain 103

Bozon N., Brun J.J & Gross J.-L.– Répartition de quelques feuillus précieux dans les Alpes françaises (*Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Prunus avium* L.). Approche multiscalaire. 111

Dobrowolski K.A., Halba R., Markiewicz D., Markiewicz K. & Szczepanowski R.– Comportement de recherche de nourriture et comportement territorial chez le Pic Epeiche *(Dendrocopos major)* 119

Kiss J., Kadar F., Toth I., Kozma E. & Toth F.– De la présence d'arthropodes prédateurs dans un champ de blé d'hiver et en lisière de champ 127

Analyses d'ouvrages 133

Résumé de thèses 137

Tribune 140

CONTENTS

Ricou G.– Obituary Paul Duvigneaud † 67

Bellan-Santini D., Bonin G. & Emig C.– Editorial « Congrès Européen d'Écologie » .. 69

Saadi A. & Champeau A.– Density, biomass and production of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in a temporary brackish hydrosystem, the Zima sebkha (Marocco). 71

Lumaret J.-P. & Stiernet N.– Adaptation and evolutive strategies of dung beetles in high mountains (Coleoptera, Scarabaeoidea). 79

Dodd R.S. & Rafii Z.A.– Chemosystematics and ecology of Californian live Oaks (*Quercus agrifolia* and *Q. wislizenii).* 87

Auger J., Ferary S. & Huignard J.– A possible new class of natural sulfurpesticides for fumigation 93

Rivault R., Cloarec A. & Le Guyader A.– Cockroaches as vectors of pathogenic bacteria in urban environment 103

Bozon N. Brun J.J & Gross J.-L.– Distribution of some hardwood deciduous trees in the french alps (*Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Prunus avium* L.) multilevel approaches 111

Dobrowolski K.A., Halba R., Markiewicz D., Markiewicz K. & Szczepanowski R.– Foraging and territorial behaviours in Great Spotted Woodpecker *(Dendrocopos major)* 119

Kiss J., Kadar F., Toth I., Kozma E. & Toth F.– Occurrence of predatory arthropods in winter wheat and in the field edge 127

Books reviews 133

Thesis review 137

Forum 140